

ARCHIVES

DE

ZOOLOGIE EXPÉRIMENTALE

ET GÉNÉRALE

ARCHIVES

DE

ZOOLOGIE EXPÉRIMENTALE

ET GÉNÉRALE

**HISTOIRE NATURELLE — MORPHOLOGIE — HISTOLOGIE
ÉVOLUTION DES ANIMAUX**

FONDÉES PAR

HENRI de LACAZE-DUTHIERS

PUBLIÉES SOUS LA DIRECTION DE

G. PRUVOT
CHARGÉ DE COURS A LA SORBONNE
DIRECTEUR DU LABORATOIRE ARAGO

ET

E.-G. RACOVITZA
DOCTEUR ÈS-SCIENCES
SOUS-DIRECTEUR DU LABORATOIRE ARAGO

QUATRIÈME SÉRIE
TOME PREMIER
1903

PARIS
LIBRAIRIE C. REINWALD
SCHLEICHER FRÈRES & Cie, ÉDITEURS
15, RUE DES SAINTS-PÈRES, 15



TABLE DES MATIÈRES

du

Tome I, Quatrième série, 1903

(526 pages, XIX planches, 165 figures.)

Notes et Revues, neuf numéros et un supplément, CLVI + XX pages. (Voir la table spéciale des matières à la page CLV.)

Fascicule 1

(Paru le 25 avril 1903.)

Fascicule 2

(Paru le 31 Mai 1903.)

Fascicule 3

(Paru le 31 Juillet 1903.)

Fascicule 4

(Paru le 15 Décembre 1903.)

ARCHIVES

DE

ZOOLOGIE EXPÉRIMENTALE ET GÉNÉRALE

FONDÉES PAR

H. DE LACAZE-DUTHIERS

PUBLIÉES SOUS LA DIRECTION DE

G. PRUVOT ET E. G. RACOVITZA

Chargé de Cours à la Sorbonne, Directeur du Laboratoire Arago — Docteur ès sciences, Sous-Directeur du Laboratoire Arago

4e SÉRIE, T. I. NOTES ET REVUE 1903. SUPPLÉMENT.

NOTE DE LA DIRECTION

relative à l'impression des mémoires biologiques.

Il est manifeste que le besoin de donner une complète uniformité à la nomenclature et aux notations scientifiques se fait sentir de plus en plus ; divers congrès ont déjà établi des règles pour la transcription des noms géographiques, pour la formation des noms spécifiques et génériques chez les Plantes et les Animaux, etc. Il est inutile d'insister ici sur les causes qui ont fait naître ce besoin et sur les services que rendent ces règles.

Les Directeurs et les Editeurs des ARCHIVES DE ZOOLOGIE EXPÉRIMENTALE ET GÉNÉRALE pensent qu'une certaine uniformité dans l'impression des mémoires biologiques serait aussi très désirable. Au moment de commencer la quatrième série de ce recueil ils proposent donc à leurs collaborateurs de suivre, dans la confection de leurs manuscrits, les règles énoncées plus loin, et qui, pour la

plupart, sont déjà universellement admises. Ils ne veulent pas innover, en effet, mais aider seulement à la consécration définitive de certains usages dont une pratique déjà longue a démontré l'utilité.

Dans les exposés scientifiques, comme en toutes choses, une évolution lente, mais irrésistible, des esprits tend de plus en plus à substituer une harmonie raisonnée à la fantaisie individuelle et à l'anarchie. Cet appel est destiné à aider cette évolution fatale et non à imposer une réglementation rigide à ceux qui veulent bien publier leurs travaux dans les Archives. Les Directeurs et les Editeurs apprécient trop les avantages de la liberté pour vouloir imposer quoi que ce soit à leurs collaborateurs, qui jouiront, comme par le passé, de la liberté *la plus absolue* pour exprimer leurs opinions et rédiger leurs mémoires comme ils le croiront convenable.

RÈGLES GÉNÉRALES POUR L'ÉTABLISSEMENT DU MANUSCRIT ET L'IMPRESSION DES MÉMOIRES BIOLOGIQUES.

I

Texte du Mémoire[1].

1. — Tous les mots latins seront imprimés en italiques; ils doivent être soulignés une fois dans le manuscrit.

Cette règle s'applique à tous les mots latins ou latinisés, quelle que soit leur acception scientifique ou littéraire. Exception est faite pour les termes qu'un long usage a francisés.

2. — Tout nom d'espèce en latin doit être écrit au complet dans le titre du mémoire, et au moins la première fois qu'il se rencontre dans le texte; dans la suite on peut le simplifier en remplaçant le nom générique par son initiale.

Le nom complet d'une espèce comprend : le nom générique, le nom spécifique et le nom d'auteur. On peut y ajouter le nom du sous-genre et le nom de la sous-espèce.

Il résulte de l'article 1 que tous ces noms seront imprimés en italiques et doivent être soulignés, à l'exception du nom d'auteur qui sera imprimé en caractères romains, donc non souligné dans le manuscrit.

Le nom de genre, de sous-genre et le nom d'auteur, commencent toujours par une majuscule; il en est de même pour le nom spécifique ou pour celui de la sous-espèce quand ils sont formés par un nom propre au génitif, mais dans tous les autres cas ils commencent par une minuscule.

Les différents mots du nom complet d'une espèce seront écrits à la suite, sans interposition de point ou de virgule.

Le nom du sous-genre sera placé entre parenthèses à la suite du nom de genre.

Pour le nom d'auteur, qui vient après le nom de l'espèce ou de la sous-espèce, deux cas peuvent se présenter :

a. — Si l'espèce est attribuée à un autre genre que celui ou son auteur l'avait placée primitivement, le nom d'auteur se met entre parenthèses.

b. — Et sans parenthèses quand le nom du genre est resté celui qu'avait adopté l'auteur de l'espèce.

Lorsque le nom de l'auteur est cité en abrégé, on doit se conformer à la liste des abréviations proposée par le Musée zoologique de Berlin[2], adoptée et légèrement augmentée par le congrès de Paris[3].

3. — Tous les substantifs français désignant des êtres vivants doivent commencer par une majuscule, s'ils sont pris dans un sens concret et défini.

Cette règle s'applique sans exceptions, aux désignations uninominales. Pour les

[1] On trouvera plus loin (p. viii et ix) un modèle de manuscrit et d'impression, qui contient des exemples de toutes les règles proposées.

[2] Liste der Autoren zoologischer Art und Gattungsnamen (*Berlin, Friedländer*, 68 p.)

[3] *Compte-rendu des séances du Congrès international de Zoologie, Paris 1880-1889, p. 486-508.*

désignations plurinominales, le premier nom prend toujours la majuscule ; les suivants ne la prennent pas, sauf ceux qui sont formés par un nom propre. On écrira : le Paon, la Vanesse paon de jour, la Saugsue médicinale, l'Okapi de Johnston, les Prosobranches, les Mollusques prosobranches, etc.

Même les noms les plus communs doivent être écrits suivant cette règle s'ils sont pris dans le sens d'espèce ou de catégorie définie d'êtres vivants. On écrira : L'intestin des Insectes comparé à celui des Araignées...., mais aussi : Ce débris animal dévoré par les insectes.....

4. — Toutes les citations doivent être placées entre guillemets, même lorsqu'elles ne comprennent qu'un seul mot ; mais elles seront imprimées en caractères romains, donc non soulignées dans le manuscrit.

Cette règle n'empêche pas de mettre en italiques, même dans une citation, les mots ou les passages sur lesquels ont veut appeler particulièrement l'attention.

5. — Les noms des auteurs qui figureront dans l'index bibliographique seront imprimés dans le texte en petites capitales ; ils doivent donc être soulignés deux fois dans le manuscrit.

Les autres noms de personnes dont on ne cite pas les travaux seront imprimés en caractères ordinaires ; de même les noms qui font partie de la désignation d'un organe, du nom spécifique d'un Animal ou d'une Plante, de la désignation d'un produit chimique, etc. Ex. : Cellule de Sertoli, brun Bismarck, le *Megatherium* de Cuvier, liqueur de Flemming, etc.

6. — Les références aux travaux cités seront faites uniquement par des renvois à l'index, en donnant entre parenthèses, comme chiffre de renvoi, l'année de l'apparition du mémoire, accompagnée de petites lettres, s'il y a à citer plusieurs mémoires du même auteur parus la même année, et suivie de l'indication de la page ou de la planche, s'il y a lieu. Les chiffres de renvois seront imprimés en chiffres gras, donc soulignés d'un trait fort, mais les petites lettres seront imprimées en italiques donc soulignées d'un trait faible sur le manuscrit.

Il est nécessaire de citer le chiffre de l'année en entier car l'on est déjà souvent forcé de mentionner des travaux publiés dans trois siècles différents.

L'article 6 exige l'abandon complet des notes au bas des pages, pour les références et il ne permet pas l'emploi de chiffres arbitraires pour le renvoi à l'index.

La notation préconisée présente les avantages suivants.

Sur la première méthode :

a. — On peut citer le même travail aussi souvent qu'il est nécessaire sans être forcé d'en répéter le titre.

b. — On évite l'emploi du malencontreux : *loc. cit.*

c. — On réserve le bas des pages uniquement aux notes proprement dites.

Et sur la seconde méthode :

a. — Le chiffre de la date est un renseignement par lui même.

b. — On peut intercaler en cours de rédaction le nombre de références qu'on veut sans être forcé de recommencer chaque fois le numérotage des mémoires cités.

Les indications de renvoi seront imprimées dans le texte et doivent être notées dans le manuscrit de la façon suivante :
Chiffre de l'année, en chiffres gras, souligné d'un trait fort.
Petite lettre supplémentaire, en italiques, soulignée d'un trait mince.
Une virgule.
p. (signifiant : *pages*), en caractère romain, non souligné.
Chiffre des pages, en chiffres arabes, non soulignés.
Une virgule.
pl. (signifiant : *planches*), en caractères romains, non soulignés.
Numéro des planches, en chiffres romains, non soulignés.
Une virgule.
fig. (signifiant : *figures*), en caractères romains, non soulignés.
Numéro des figures, en chiffres arabes, non soulignés.
Lettres des figures, en italiques, soulignées une fois.

II

Index Bibliographique.

7. — L'index bibliographique doit être rangé par ordre alphabétique. Il ne devrait comprendre régulièrement que les travaux explicitement cités dans le texte. Si la bibliographie complète d'un sujet est jugée nécessaire, les travaux dont il n'est pas parlé dans le texte seront marqués d'un astérisque.

8. — Chaque référence bibliographique doit présenter la disposition suivante :

A. — L'année de publication, en chiffres gras, donc soulignée d'un trait fort sur le manuscrit.

B. — Un trait ou un intervalle.

C. — Le nom de l'auteur, suivi des initiales de ses prénoms entre parenthèses, en petites capitales, donc souligné deux fois sur le manuscrit.

Quand le nom de l'auteur est double, les deux noms ne doivent pas être dissociés. On écrira : MILNE-EDWARDS (A.), etc. Les particules seront placées dans la parenthèse à la suite de l'initiale et seront imprimées en caractères romains, donc non soulignées dans le manuscrit. On écrira : LACAZE-DUTHIERS (H. de), BENEDEN (E. van), INTOSH (C. mac), CHIAJE (S. delle), etc.

Quand il y a deux ou plusieurs auteurs, ils seront cités dans l'ordre ou ils figurent sur le titre de leur publication. Le nom du premier suivra la règle précédente (c'est-à-dire l'initiale entre parenthèses, à la suite) ; pour le ou les suivants, les initiales des prénoms et les particules précéderont le nom, sans parenthèses. On écrira : CHUN (C.), G. SCHOTT und W. SACHSE ; BENEDEN (E. van) et C. JULIN ; etc.

D. — Le titre du mémoire au complet, sans abbréviations, séparé par un point du nom de l'auteur, en caractères romains, sauf les noms latins qui seront en italiques.

E. — Le titre du recueil, ou, pour les ouvrages isolés, le nom de la ville et celui de l'éditeur, en italiques, donc souligné une fois.

Les noms des villes et des éditeurs seront écrits tout au long ; les titres des recueils périodiques en abrégé, en se conformant à la liste des abbréviations publiée en tête du volume annuel du ZOOLOGICAL RECORD de Londres.

F. — La tomaison, la série, les pages, les planches, les cartes et les figures, en caractères romains donc non soulignés dans le manuscrit.

Ces différentes indications seront séparées par des virgules et doivent s'écrire de la façon suivante :

a. — Le **numéro du volume**, en chiffres romains, avec l'abbréviation *Vol.* pour les recueils français ou anglais, *Bd.* ou *Jahrg.* pour les allemands, etc.

b. — Le **numéro de série**, quand il y a lieu, en chiffres arabes et entre crochets.

c. — Les **pages**, en chiffres arabes, précédés par la lettre *p*...

d. — Les **numéros de planches et cartes**, en chiffres romains, précédés des lettres *pl.* ou *c*...

e. — Les **numéros des figures**, en chiffres arabes, précédés des lettres *fig*...

G. — Toutes les indications, depuis le nom du recueil ou de la ville jusqu'au numéro des planches ou des figures, seront enfermées dans une même parenthèse.

III

Explication des figures et des planches.

9. — Les figures dans le texte auront leur explication complète imprimée au-dessous du dessin. Elles seront numérotées en chiffres romains.

10. — Les planches hors texte doivent porter au bas, sous forme de titre court, une désignation globale des objets représentés.

11. — Les figures des planches hors texte seront numérotées en chiffres arabes, en une seule série continue pour toutes les planches du même mémoire.

En procédant ainsi l'on peut faire des renvois dans le texte au moyen du seul numéro de la figure, sans indication de planche. Ex : Le tube digestif (fig. 19) est situé, etc., au lieu de : (pl. XIX, fig. 19). Mais si l'on écrit : fig. XIX, cela indiquera qu'il s'agit d'une figure dans le texte.

Il est recommandé de numéroter les figures dans les planches hors texte dans l'ordre naturel de leur succession et, autant que possible, de gauche à droite et de haut en bas.

12. — L'explication des planches doit comprendre deux parties :

A. — La signification des lettres et des signes communs à toutes les figures.

Cette partie de l'explication sera mise en tête, sous forme de tableau par ordre alphabétique des lettres employées. Majuscules et minuscules seront en italiques, donc soulignées dans le manuscrit.

Il est recommandé de désigner, autant que possible, les organes ou leurs parties par la première lettre de leur nom, ou, quand il s'agit d'un nom composé, par la réunion des premières lettres de ses composants. Mais on évitera, sauf le cas de nécessité absolue, de faire usage d'un grand nombre de lettres.

B. — L'explication successive des figures, suivant leur ordre de numérotation.

On écrira d'abord la désignation de l'objet représenté, puis le grossissement et enfin, après un point et un trait, la signification des lettres ou des chiffres particuliers au dessin, ainsi que les détails jugés utiles.

13. — L'indication du grossissement ou de la réduction doit être exprimée en chiffres, et non en mentionnant le numéro des lentiles à l'aide desquelles l'image a été obtenue.

On recommande les notations abrégées suivantes :

Pour le grossissement, le signe $\times$; pour la réduction, la notation des fractions ordinaires. On écrira donc, pour un grossissement en diamètre ou pour une réduction de 5 fois : $\times$ 5 ou 1/5.

On trouve chez certains Gastéropodes pulmonés un organe particulier qu'on appelle organe de Lacaze. Chez Limnaea (Lymnus) stagnalis (L.) et L. (Radix) auricularia (L.) il a la forme d'un cæcum bifurqué, ce qui représente un maximum de complication ; chez les Physes et les Planorbes il est simple. Ses connexions nerveuses permettent de conclure a priori que que c'est un organe des sens[1]. Lacaze-Duthiers (1872 a) qui l'a découvert déclare (p. 495) que "les fonctions de cet organe ont certainement pour but l'appréciation de quelques qualités spéciales du monde ambiant." Spengel (1881, p. 363) le considère comme un "Geruchsorgan", et Vogt et Yung (1888, p. 810) disent qu'"il est possible que ce soit là un organe olfactif." Les Pulmonés terrestres en sont dépourvus, mais on peut homologuer, comme le fait Spengel (1881, p. 361) l'organe Lacaze avec l'osphradium des Gastéropodes tectibranches et des Prosobranches. Bouvier et Fischer (1902, p. 227 et s., fig. 18, n. br. et pl. IV, fig. 11) ont figuré et décrit cet osphradium chez Pleurotomaria Beyrichi Hilg.

[1] L'organe, en effet, repose sur un petit ganglion nerveux qui est situé sur le trajet du nerf palléal postérieur.

1902. — Bouvier (E. L.) et H. Fischer. L'organisation et les affinités des Gastéropodes primitifs d'après l'étude anatomique du Pleurotomaria Beyrichi Hilg. (Journ. Conchyl., vol. L, p. 117-272, pl. II-VI).
1872. — Lacaze-Duthiers (H. de). Otocystes ou capsules auditives des Mollusques (Arch. zool. exp. [1], vol. I, p. 96-168, pl. II-VI).
1872 a. — Lacaze-Duthiers (H. de). Du système nerveux des Mollusques gastéropodes pulmonés aquatiques (Arch. zool. exp. [1], p. 436-500, pl. XVII-XX).
1881. — Spengel (J. W.). Die Geruchsorgane und das Nervensystem der Mollusken (Zeitschr. f. Wiss. Zool., XXXV Bd., p. 333-383, Taf. XVII-XIX).
1888. — Vogt (C.) et E. Yung. Traité d'anatomie comparée pratique (Paris, C. Reinwald, 8°, 897 p.).

IMPRESSION DU MODÈLE MANUSCRIT DE LA PAGE CI-CONTRE.

On trouve chez certains Gastéropodes pulmonés un organe particulier qu'on appelle organe de Lacaze. Chez *Limnæa* (*Lymnus*) *stagnalis* (L.) et *L.* (*Radix*) *auricularia* (L.) il a la forme d'un cœcum bifurqué, ce qui représente un maximum de complication ; chez les Physes et les Planorbes il est simple. Ses connexions nerveuses permettent de conclure *a priori* que c'est un organe des sens [1]. Lacaze-Duthiers (**1872** *a*) qui l'a découvert déclare (p. 495) que « les fonctions de cet organe ont certainement pour but l'appréciation de quelques qualités spéciales du monde ambiant... » Spengel (**1881**, p. 363) le considère comme un « Geruchsorgan », et Vogt et Yung (**1888**, p. 810) disent « qu'il est possible que ce soit là un organe olfactif ». Les Pulmonés terrestres en sont dépourvus, mais on peut homologuer, comme le fait Spengel (**1881**, p. 361), l'organe Lacaze avec l'*osphradium* des Gastéropodes tectibranches et des Prosobranches. Bouvier et Fischer (**1902**, p. 227 et s., fig. 18, *n. br.* et pl. IV, fig. 11) ont figuré et décrit cet *osphradium* chez *Pleurotomaria Beyrichi* Hilg...

Index Bibliographique.

1902. — Bouvier (E.-L.) et H. Fischer. L'organisation et les affinités des Gastéropodes primitifs d'après l'étude anatomique du *Pleurotomaria Beyrichi* Hilg. (*Journ. Conchyl.*, Vol. L, p. 117-272, pl. II-VI).

1872. — Lacaze-Duthiers (H. de). Otocystes ou capsules auditives des Mollusques (*Arch. zool. exp.*, Vol. I, [1], p. 96-168, pl. II-VI).

1872 *a*. — Lacaze-Duthiers (H. de). Du système nerveux des Mollusques gastéropodes pulmonés aquatiques (*Arch. zool. exp.*, Vol. I, [1], p. 436-500, pl. XVII-XX).

1881. — Spengel (J.-W.). Die Geruchsorgane und das Nervensystem der Mollusken (*Zeitschr. f. Wiss. zool.*, XXXV Bd., p. 333-383, Taf. XVII-XIX).

1888. — Vogt (C.) et E. Yung. Traité d'Anatomie comparée pratique (*Paris, C. Reinwald*, 8°, 897 p.)

[1] L'organe, en effet, repose sur un petit ganglion nerveux qui est situé sur le trajet du nerf palléal postérieur.

SIGNES CONVENTIONNELS DE CORRECTIONS.

Lettres à changer.	C'est un fait di/ne de rema/que que l'in-
Lettres à enlever.	linvention qui a contribué le plus utilement
Lettre et mot à ajouter.	à perpuer souvenirs historiques n'ait pu
— *à supprimer*	jusqu'à ce le jour réppandre quelque clarté
— *à retourner.*	sur le mystère ni enveloppe sa propre ori-
— *à transposer.*	gnie. Trois villes, Mayence, et Strasbourg
Lignes à transposer.	le berceau de l'imprimerie. Quant à l'é-
	Harlem, se disputent l'honneur d'avoir été
Ponctuation à changer.	poque de sa naissance/ on la fait générale-
Petites et grandes capitales.	ment remonter à la moitié du XXe siècle il
Interligne à baisser.	résulte néanmoins de l'hésitation des érudits
Espace à mettre	sur cepoint historique une incertitude qui
Syllabes à réunir et mots à rapprocher.	porte à la fois sur l'au teur, sur le lieu
Lettres écrasées.	et sur l'anée de cette décuverte. Que si
— *à redresser.*	l'on considère la proximité des temps et
— *à nettoyer.*	des lieux témoins de cet événement, on
Apostrophe à ajouter.	sexplique assez difficilement les causes qui
Ligne à rentrer.	suspendent encore de nos jours la solution
Espace à baisser.	de ce triple problème. Le concours des tra-
Lettres d'un œil étranger.	ditions contemporaines et les plus savantes
Ligne à sortir.	investigations n'a jusqu'ici donné pour
Blanc à diminuer.	résultats que certaines probabilités plus ou
Blanc à augmenter.	moins fondées, mais jamais une évidence
	suffisante pour triompher des scrupules de
Alinéa à faire.	l'histoire Les historiens et les bibliographes
Mot biffé à conserver.	se sont livrés aux recherches les plus labo-
Bourdon.	rieuses et les plus diverses, sans parvenir
A mettre en italique.	à une certitude *irréfragable* sur aucun des
A mettre en romain.	trois points controversés.

Contrairement à ce qu'indique ce cliché, il vaut mieux marquer la première correction près du texte, et les autres dans l'ordre de leur succession, en s'éloignant vers les bords de la feuille.

INDICATIONS SPÉCIALES A L'USAGE DES COLLABORATEURS DES ARCHIVES DE ZOOLOGIE EXPÉRIMENTALE ET GÉNÉRALE.

Les Directeurs et les Éditeurs des Archives de zoologie expérimentale et générale profitent de l'occasion que leur offre cette circulaire pour rappeler à leurs collaborateurs les conditions de leur publication, ainsi que les précautions à prendre, dans la confection des manuscrits et des dessins, pour faciliter l'apparition rapide de leurs travaux et l'exécution correcte des figures.

Les Archives de zoologie expérimentale et générale forment, en réalité, deux recueils distincts dont les buts sont différents :

I.— Les Archives proprement dites sont destinées à la publication des mémoires définitifs, longs et pourvus le plus souvent de planches hors texte. Le volume paraît en quatre fascicules, sans périodicité fixe pour ne pas entraver la rapide apparition des mémoires qui sont déjà imprimés ; les manuscrits sont envoyés à l'impression dès que les planches, dont l'exécution demande toujours un temps assez long (huit semaines au moins pour des planches en lithographie), sont achevées. Les Directeurs et les Editeurs mettent tous leurs soins à obtenir une exécution aussi parfaite que possible des dessins qu'on leur confie et n'hésitent pas à s'adresser pour cela aux meilleurs artistes spéciaux ; les derniers volumes parus en font foi.

II. — Les Notes et Revue publient de courts travaux zoologiques, des communications préliminaires et des mises au point de questions d'histoire naturelle ou des sciences connexes pouvant intéresser les zoologistes. Cette partie de la publication ne comporte pas de planches, mais toutes les sortes de figures pouvant être imprimées dans le texte. Elle paraît par feuilles isolées, sans périodicité fixe, ce qui permet l'impression immédiate des travaux qui lui sont destinés (15 jours suffisent, en général, pour faire paraître une note avec figures).

L'apparition rapide, l'admission des figures et le fait que les notes peuvent avoir une longueur quelconque, font que cette partie des Archives comble une lacune certaine parmi les publications consacrées à la Zoologie.

Les travaux destinés aux ARCHIVES DE ZOOLOGIE EXPÉRIMENTALE et au NOTES ET REVUE doivent être envoyés à l'un des Directeurs (M. G. PRUVOT, Laboratoire d'anatomie comparée, Sorbonne, Paris Vme.— M. E. G. RACOVITZA, 2, Boulevard Saint-André, Paris VIme) ou déposées à la Librairie C. REINWALD, 15, rue des Saints-Pères, Paris VIme.

Les articles publiés dans les NOTES ET REVUE peuvent être rédigés en français, en allemand, en anglais ou en italien [1]; ils sont rémunérés à raison de 10 centimes la ligne.

Pour permettre l'apparition très rapide des NOTES ET REVUE, il ne sera envoyé qu'une seule épreuve aux auteurs, qui sont priés de la corriger soigneusement et de la renvoyer le plus vite possible.

Les auteurs reçoivent gratuitement 50 tirés à part de leurs travaux, brochés sous couverture spéciale avec titre, s'il s'agit de mémoires parus dans les ARCHIVES proprement dites. Ils peuvent, en outre, s'en procurer un nombre plus considérable d'après le tarif suivant :

	1/4 de feuille	1/2 feuille	1 feuille
Les 50 exemplaires	5 fr.	7 fr. 50	10 fr.
Couverture avec titre, en sus. . . .	5 fr.	5 fr.	5 fr.

A ce prix il faut ajouter le prix des planches, quand il y a lieu. Ce prix varie trop pour qu'on puisse fixer un tarif d'avance. A titre d'indication, on peut prendre les chiffres approximatifs suivants comme moyenne pour 50 exemplaires d'une planche simple :

Planche en photocollographie ou lithographie, tirage en une seule teinte. . . . . 10 fr.

Planche gravée sur cuivre ou lithographie en plusieurs teintes. . . . . 20 fr.

Les travaux destinés à servir de thèses de doctorat sont reçus aux mêmes conditions que les travaux ordinaires.

Les auteurs s'engagent à ne pas mettre leurs tirés à part dans le commerce.

Le manuscrit doit être écrit sur des feuilles isolées, et sur un seul côté de la feuille. Il est utile de laisser des marges suffisantes pour permettre aux Directeurs et aux Éditeurs d'y inscrire les indications de service.

[1] Pour faciliter l'impression correcte des notes en langues étrangères, il est recommandé d'envoyer à la place du manuscrit une copie à la machine à écrire.

On est prié d'intercaler dans le texte du manuscrit les notes au bas des pages immédiatement après la ligne qui contient le signe de renvoi à la note.

De même les explications des figures sont à intercaler à l'endroit où l'on désire qu'elles soient définitivement imprimées.

Les auteurs sont priés d'inscrire sur leurs manuscrits le nombre des tirages à part supplémentaires qu'ils désirent avoir, ainsi que l'abrégé du titre qui doit figurer dans le texte au haut des pages du recto.

NOTIONS GÉNÉRALES POUR LA CONFECTION DES DESSINS EN VUE DE LA REPRODUCTION.

Il arrive très souvent que les dessins qu'on envoie ne sont pas suffisants pour être reproduits, sont plus grands que la justification des pages ou des planches des Archives, ou ne sont pas appropriés au mode de reproduction que désire l'auteur, etc. Les Directeurs et les Editeurs des Archives croient donc utile d'indiquer succintement quelques principes généraux qui régissent cette matière. Les auteurs peuvent, en outre, s'adresser à eux, avant de commencer leurs dessins, s'ils ont quelque incertitude sur le choix du procédé qui convient le mieux à la nature de leurs sujets.

Deux catégories d'illustrations sont à distinguer et à traiter séparément : les figures dans le texte et les planches hors texte.

A

Figures dans le texte.

Ces figures sont actuellement exécutées uniquement par des procédés mécaniques.

Les prescriptions suivantes doivent être suivies pour tous les dessins destinés à être reproduits dans le texte, quel que soit le système de reproduction auquel on les destine.

I. — La reproduction se faisant dans tous les cas uniquement par voie photographique, les dessins doivent être livrés au net, sans surcharge d'aucune sorte ; ils ne doivent donc porter que ce qui doit être reproduit.

II. — Les corrections sont la plupart du temps impossibles à faire et sont toujours très nuisibles à l'aspect de la figure. On peut, à la rigueur, et en photogravure seulement, enlever quelque chose, mais non ajouter.

III. — Il est expressément recommandé de ne pas se servir du crayon ordinaire à la mine de plomb.

En photogravure les traits faits avec ce crayon ne viennent pas du tout. Pour la similigravure on peut s'en servir, à la rigueur, mais les reflets, qu'on ne peut éviter, nuisent à la bonne éxécution des figures. Il vaut donc mieux s'en abstenir complètement, même pour les modèles faits en vue de la similigravure, et le remplacer dans ce dernier cas par le crayon Conté.

IV. — Le ton du dessin doit être plus fort que celui qu'on désire obtenir dans la reproduction.

Les procédés mécaniques de reproduction permettent toujours de baisser la valeur d'une teinte mais non de la renforcer. Il est donc avantageux d'exagérer le ton des lavis et des ombres, car un dessin très noir sera toujours plus facilement et plus correctement reproduit qu'un dessin pâle.

V. — Il est recommandé de faire les dessins d'un tiers ou d'un quart plus grands que la dimension qu'on veut donner aux figures.

La réduction, au moment de la reproduction, fait disparaître bien des défauts du dessin et augmente la finesse des traits. Cependant pour les dessins faits sur papier procédé (voir plus loin) la réduction ne doit pas dépasser un cinquième. Pour les modèles faits en vue de la similigravure il est préférable aussi de ne pas demander une réduction trop forte.

On est prié de noter sur le dessin s'il doit être reproduit en grandeur naturelle, ou réduit, et de combien.

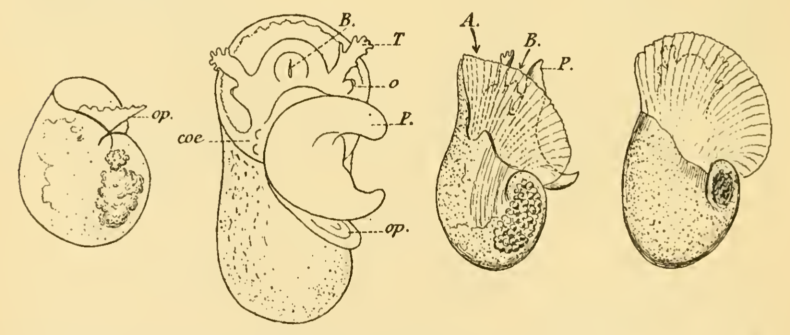


Fig. I. — Reproduction par la photogravure de dessins faits sur bristol ivoire avec l'encre de chine. — Ce dessin ne comporte que des points et des traits.

VI. — Pour la lettre des dessins il est vivement recommandé d'utiliser les alphabets à découper, dont on collera les lettres sur les modèles à l'endroit voulu.

On peut se procurer ces alphabets chez M. Gouillet, papetier, 24, boulevard Saint-Michel, Paris VIe, qui les a fait graver en taille-douce et les a fait établir d'après les indications d'un certain nombre de naturalistes. Il en existe pour les dessins à reproduire en grandeur naturelle et pour les réductions au 1/4, au 1/3 et au 1/2.

Il faut éviter d'employer la gomme arabique pour le collage. La colle de pâte ou l'empois d'amidon étant incolores, conviennent mieux.

A défaut d'alphabets semblables, il vaut mieux laisser à la direction le soin de faire mettre la lettre par un spécialiste ; on devra alors l'indiquer, ainsi que les traits de renvoi, sur un calque, et non sur le dessin lui-même.

VII. — Il faut tenir compte, dans la confection des dessins, de la justification (espace réservé à l'impression) des pages des ARCHIVES, qui a 100 millimètres de large et 170 millimètres de haut, et réserver l'espace nécessaire à l'impression des légendes et des explications.

*
* *

Deux sortes de procédés servent à faire les figures imprimées dans le texte : la Photogravure et la Similigravure.

Photogravure.

Avec ce procédé l'on ne peut reproduire que des traits et des points.

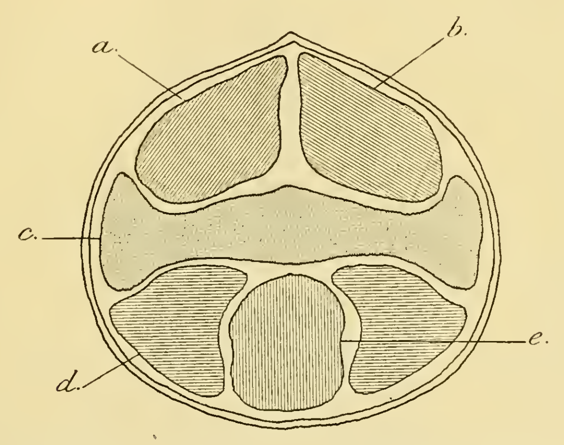


FIG. II. — Reproduction par la photogravure d'un modèle fait à l'encre de chine, sur papier végétal. Cette figure est destinée à montrer l'effet produit par les grisailles et le pointillé.

a. — Grisailles a 45°, inclinées de droite à gauche. *b.* — Grisailles a 45°, inclinées de gauche à droite. *c.* — Pointillé. *d.* — Grisaille horizontale. *e.* — Grisaille verticale.

Les dessins destinés à être reproduits en photogravure peuvent être faits de plusieurs manières :

1. — A l'encre de chine sur du papier très blanc et très lisse (v. fig. I).

Il est vivement recommandé d'éviter l'emploi d'encres de chine de teintes différentes, pour un même dessin.

Le papier doit être très blanc et très lisse ; les teintes jaunes doivent être surtout évitées. Les meilleurs papiers sont les suivants : bristol ivoire, bristol anglais satiné, papier pelure blanc satiné, papier végétal lisse bleuté, papier sulfuré.

On peut obtenir des effets utiles par les pointillés et les grisailles, imitent les fonds plats du lavis, que les graveurs se chargent d'appliquer d'après les indications de l'auteur (v. fig. II).

Les grisailles (fig. II) sont des lignes très fines et parallèles donnant un ton gris uniforme à l'espace sur lequel elles sont appliquées. On peut faire graver des grisailles verticales, horizontales ou inclinées d'un degré variable. Pour indiquer au graveur leur emplacement et leur direction on trace légèrement au crayon bleu des lignes verticales, horizontales ou inclinées, dans la direction voulue sur l'espace qu'on veut faire « grisailler », et en marge du dessin on écrit : grisailles horizontales, grisailles verticales, grisailles à 45°, etc., suivant le cas, avec un trait de renvoi au crayon bleu si c'est nécessaire.

Pour indiquer qu'il faut graver en pointillé l'on recouvre aussi la surface qu'on veut pointiller de quelques traits au crayon bleu et l'on écrit en marge : pointillé.

Il est expressément recommandé de n'utiliser pour les indications et renseignements au graveur que le crayon bleu en traits légers.

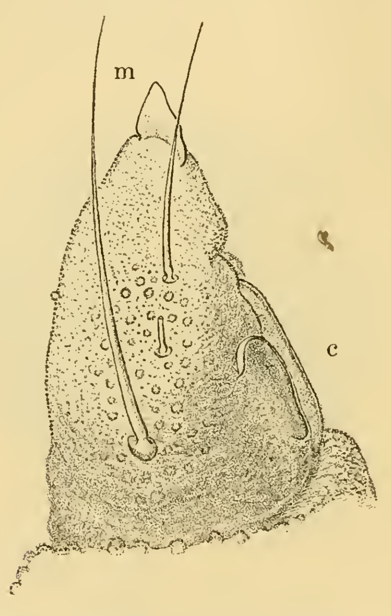


Fig. III. — Reproduction par la photogravure d'un dessin fait à l'encre de chine et au crayon Wolf sur du papier procédé à grain de pierre.

2. — A l'encre de chine ou au crayon Wolf à pierre noire, ou en combinant les deux, sur du papier procédé.

Le papier procédé le plus facile à employer est le papier Gilot blanc à grain de pierre. Les papiers procédé d'autres grains et ceux de couleur noire donnent aussi de très bons résultats, mais peu d'auteurs savent les manier.

3. — Au crayon lithographique ou au crayon Wolf à pierre noire sur du papier autrichien.

Ce papier est fabriqué par la maison Angerer de Vienne ; mais on peut se le procurer chez les papetiers de Paris. Il présente des pointillés et des grains variés qui sont incrustés dans la pâte même du papier, et non dans un enduit minéral comme dans le papier Gilot.

Le but des papiers procédé étant la transformation des teintes plates en séries de points ou de lignes, il est vivement recommandé de ne jamais employer l'estompe, mais de faire les teintes plates en promenant horizontalement le crayon à la surface du papier de façon à effleurer les sommets des grains.

Similigravure.

Ce procédé permet la reproduction des photographies (v. fig. IV), des teintes plates (v. fig. V) et des ombres au lavis (v. fig. VI).



Fig. IV. — Epreuve photographique reproduite directement par la similigravure.

1. — Pour les photographies il suffit d'envoyer une épreuve bien tirée, et virée dans les tons chauds ou violacés.

Les tons rouges ne viennent pas bien. Le papier le plus favorable pour une bonne reproduction est le papier sensible au citrate d'argent.

Les retouches sont difficiles à exécuter; aussi est-il préférable d'en laisser le soin au graveur et de les indiquer seulement sur un calque ou sur une seconde épreuve.

2. — Les dessins peuvent être faits à l'encre de chine, au crayon Wolf ou au crayon Conté, sur du papier lisse et blanc.

Sont recommandés le bristol ivoire et le bristol anglais satiné.

B

Planches hors texte.

Il convient de distinguer trois sortes de procédés pour l'exécution de ces planches :

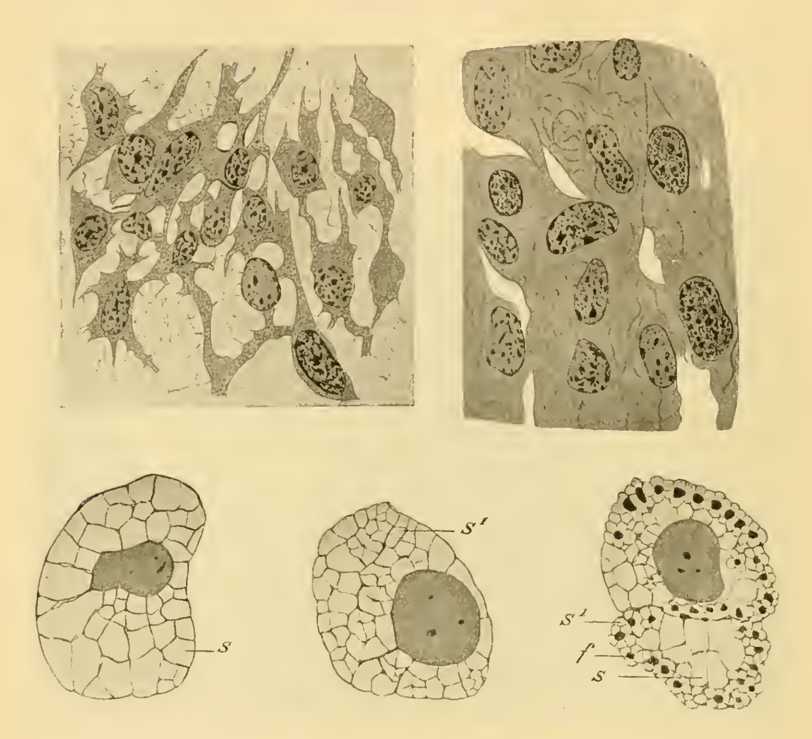


Fig. V. — Reproduction par la similigravure de dessin faits à l'encre de chine sur bristol satiné.

I. Gravure sur pierre ou sur cuivre.

Tout dessin en noir et en couleur peut être reproduit par ce procédé.

Pour éviter la perte de temps et les frais supplémentaires il est préférable de fournir au graveur la lettre en même temps que le dessin. On peut faire les dessins sur des feuilles séparées ; mais dans ce cas il faut indiquer sur un calque la manière de les disposer à l'intérieur de la justification.

II. Photocollographie.

Ce procédé permet la reproduction rapide et fidèle des photographies aussi bien que des dessins. Mais il faut avoir en vue que :

a. — Les corrections sont presque toujours impossibles.

b. — Le détourage n'étant possible qu'exceptionnellement, tous les dessins d'une même planche doivent être faits sur la même feuille de papier, et ils doivent être placés dans la position qu'ils auront à y occuper définitivement.

c. — La lettre doit être indiquée sur un calque et non sur les dessins.



Fig. VII. — Reproduction d'une aquarelle par la similigravure.

Il faut faire remarquer aussi que :

1. — Pour reproduire des photographies il faut envoyer les clichés négatifs qui sont indispensables.

2. — Pour les dessins on procèdera comme il a été indiqué plus haut pour la similigravure.

III. Photogravure.

La photogravure se recommande aussi par la fidélité de reproduction et par la rapidité d'exécution. Les dessins doivent être

faits comme il a été indiqué plus haut pour les figures dans le texte.

On peut assembler avec ce procédé des figures dessinées sur des feuilles isolées ; on peut aussi obtenir des effets utiles en tirant sur du papier à fond teinté.

* * *

La justification (espace réservé aux dessins) des planches des Archives a les dimensions suivantes :

Pour une planche simple. . . . . 110/185 millimètres.
Pour une planche double. . . . . 240/185 —

Il est recommandé de se tenir un peu au-dessous de ces dimensions qui sont les limites extrêmes.

Des modèles de ces deux justifications ont été gravés ; les Directeurs les tiennent à la disposition des intéressés qui en feront la demande.

Paru le 10 Mai 1903.

Les directeurs :
G. Pruvot et E.-G. Racovitza.

Le gérant : Charles Schleicher.

Eug. MORIEU, Imp.-Grav., 140, Boul. Raspail. Paris (6e) — Téléphone : 704-75

ARCHIVES

DE

ZOOLOGIE EXPÉRIMENTALE ET GÉNÉRALE

FONDÉES PAR

H. DE LACAZE-DUTHIERS

PUBLIÉES SOUS LA DIRECTION DE

G. PRUVOT
Chargé de Cours à la Sorbonne
Directeur du Laboratoire Arago

ET

E. G. RACOVITZA
Docteur ès sciences
Sous-Directeur du Laboratoire Arago

4e SÉRIE, T. I. NOTES ET REVUE 1903. N° 2

VI

QUELQUES RÉFLEXIONS SUR LE CENTROSOME

par D.-N. Voinov
Professeur à la Faculté des Sciences de Bucarest

La question du centrosome est peut-être l'un des problèmes cytologiques les plus complexes.

D'abord, existe-t-il réellement? Carnoy, Le Brun, Bolles Lee, Farmer, Fischer, etc. nient son existence. Eismond le considère comme un simple point virtuel, comme la région de croisement des filaments cytoplasmiques, « le point mort » où les aréoles cytoplasmiques sont si petites, à la suite de l'activité minima des échanges, qu'elles sont à peine visibles et donnent l'illusion d'un corps opaque [1].

S'il existe, quelle est sa nature et son origine? Est-ce un véritable « organe cellulaire » permanent comme le noyau, ainsi que l'ont considéré ceux qui l'ont découvert, Flemming (1875), Van Beneden (1876) et Boveri (1888) et ensuite Waldeyer, Lenhossek, Meves, etc.; ou bien n'a-t-il que la valeur d'un simple microsome cytoplas-

[1] Yves Delage. — La structure du protoplasma et les théories sur l'hérédité et les grands problèmes de la biologie générale. (*Paris*, *Reinwald* 1895, p. 39).

mique, et représente-t-il une agrégation de microsomes, comme le soutiennent REINKE (1894) WATASE (1894-95), MEAD (1898), MORGAN (1896-99), LILLIE (1898), HOUSSAY (1898) etc. ? Dans ce dernier cas, le centrosome perd l'importance qu'a un organe cellulaire, car il apparaît et disparaît et se reforme *de nouveau*, sous l'influence des conditions mécaniques créées par la mitose.

Si on admet la première hypothèse, que le centrosome est un organe, quelle est son origine ? Est-ce un organe proprement dit, qui s'est différencié dès le commencement de l'organisation de la cellule, d'une manière indépendante, comme le noyau, en dehors et à côté de ce dernier ; ou bien son origine est-elle nucléaire — même nucléolaire — comme le veulent O. HERTWIG et HANSEMANN (1892), JULIN (1893), BRAUER (1893), RÜCKERT (1894), BALBIANI (1895), MATHEWS (1895), VAN DER STRICHT (1898), R. HERTWIG (1898), CALKINS (1898) etc. Dans ce dernier cas, il n'apparaîtrait dans le cytoplasme que lorsque la cellule se prépare pour la reproduction.

Enfin en faisant, pour un moment, abstraction de l'origine du centrosome, quelles sont les fonctions qu'il remplit dans la biologie de la cellule ? Dans la recherche des fonctions d'un corps quelconque, si l'on renonce a trouver son origine, on a peut-être une voie plus sûre pour arriver à la connaissance de ce corps. Les uns, comme HEIDENHAIN (1894) et KOSTANECKI (1897) prétendent, que le centrosome, représentant le point d'insertion des fibrilles cytoplasmiques « contractiles », a un rôle tout à fait passif dans les phénomènes dynamiques cellulaires ; d'autres, au contraire, soutiennent que c'est un vrai centre dynamique, un « kinocentrum » (ZIMMERMANN, 1898), qui tient sous sa dépendance, non seulement les phénomènes de mobilité interne (de la mitose et de la fécondation, van BENEDEN, BOVERI, etc.), mais aussi les manifestations de mobilité cellulaire externe (MEVES, HENNEGUY et LENHOSSEK 1898). ZIMMERMANN et BALLOWITZ (1898), vont plus loin encore dans cette direction, et veulent faire du centrosome aussi un organe de sensibilité cellulaire (« Centralgeissel » de ZIMMERMANN.)

*
* *

L'existence du centrosome se généralise de plus en plus. FARMER et STRASSBURGER ne l'ont pas trouvé pas chez les plantes supérieures, mais GUIGNARD le trouve. BOLLES LEE conteste son existence dans les cellules séminales d'*Helix*, mais GODLEVSKI (1897) le trouve pres-

qu'immédiatement, non seulement dans les spermatides, mais aussi dans les spermatocytes et il étudie son évolution, comme Korff (1899) l'a fait aussi plus tard.

Le centrosome se trouve non seulement dans les cellules en voie de division, mais aussi dans celles en état de repos, et même dans les cellules qui n'ont plus la faculté de se reproduire. Lenhossek (1895) décrit, pour la première fois, le centrosome dans la cellule nerveuse (les cellules des ganglions spinaux de la grenouille), et plus tard (1899), dans les cellules musculaires lisses, et dans les cellules intermédiaires testiculaires à l'état de repos (Lapin, Rat, Chat); et Apathy (1877) dans les érythrocytes de la Salamandre.

L'importance du centrosome ressort des quelques travaux faits depuis 1897, qui montrent les rapports intimes, du centrosome avec les organes de locomotion cellulaire, les cils vibratils, les flagelles, la queue des spermatozoïdes. Ces rapports spéciaux qui montrent le centrosome dominant les mouvements cellulaires externes, c'est-à-dire les phénomènes de locomotion, donne une plus grande extension à la conception de « centre cynétique » du centrosome. Weber (1897) chez la *Zamia*, Ikeno et Hirase (1897) chez les Gymnospermes et Belajeff (1897) montrent, que l'appareil de locomotion ciliaire de l'élément sexuel mâle (l'anthérozoïde) est en rapport génétique avec le centrosome. Les flagelles des zoospores des Myxomycètes (Fürst, Plenge) et des Noctiluques (Ishikawa) ont à leur base une granulation centrosomique. Wasielewsky et Senn, constatent la même chose pour le flagelle des Trypanomonades du Rat ; il y a probablement les mêmes rapports chez les choanocytes des Spongiaires, car les auteurs les plus récents (Minchin, 1896, Schulze, 1899) décrivent le flagelle pénétrant dans le cytoplasme de la cellule et se prolongeant jusqu'au noyau.

De nombreux auteurs ont montré le rapport du centrosome avec la queue du spermatozoïde. On peut établir, à ce point de vue, cette règle générale valable pour les spermatozoïdes de tous les animaux : le centrosome forme non seulement la partie antérieure de la queue, mais tout le filament axile. Les recherches de Hermann, Moore, Meves, Lenhossek, Paulmier, Clung, Korff etc. ont établi ceci avec la plus grande précision [1].

[1] Quelques auteurs comme Platner p. ex. chez les Papillons, ont soutenu que le centrosome émigre au pôle antérieur du noyau, où il forme le « bouton terminal » (« spitzenknopf ») de la tête du spermatozoïde. Cette erreur est due à la confusion de la sphère de la spermatide avec le centrosome.

Les choses se passent de la manière suivante dans l'hystogénèse des spermatozoïdes des différents animaux : le filament axile apparait sous la forme d'un filament très délicat qui part du centrosome ; en même temps le centrosome lui-même grandit et se transforme en bâtonnet qui touche le noyau avec son extrémité interne et forme le « mittelstück ». La partie centrale donc de la queue, le « mittelstück » et le filament axile, sont des produits centrosomiques [1].

En 1898, Meves et Henneguy font à ce point de vue, une découverte importante. Ils trouvent dans les spermatocytes de 1er ordre de quelques Papillons, quatre centrosomes situés à la périphérie de la cellule, sur la face dirigée vers la cavité ampulaire du cyste, chacun relié à un long filament extracellulaire libre. Dans le cas observé par Meves le spermatocyte a deux centrosomes en forme de V à branches courtes, ce qui leur donne l'aspect de crochets, tandis que d'après Henneguy les centrosomes sont granulaires, groupés en deux paires [2].

La manière de se comporter de ces centrosomes et des quatre fils flagelliformes fixés dessus, dans l'évolution ultérieure, montre que le spermatocyte de premier ordre possède les rudiments des queues des quatre futurs spermatozoïdes. Ici donc, comme dans le cas des flagelles des zoospores, on constate le même rapport entre le centrosome et l'organe mobile. Le corps cellulaire émet, dans la direction des extrémités des branches centrosomiques, des prolongements irréguliers, lobés, qui s'étendent à de grandes distances de la cellule et qui ont été observés d'abord par Platner (1886) chez les Papillons (« excréscences hyalines » de Platner). Ils ont été décrits ensuite par Meves ; je les ai aussi observés chez le *Cybister* et chez d'autres Insectes. Je les considère comme des prolongements pseudopodiques qui sont en rapport avec la différenciation du filament extracellulaire. Ceci est d'autant plus probable, qu'ils

[1] Tandis qu'à ce point de vue, il y a une concordance parfaite dans les résultats récents de tous les auteurs, Blackmann (1901) décrit d'une manière différente, dans la spermatogénèse de la Scolopendre, la différenciation du filament axile. Il le fait dériver de la condensation des fibres du réseau cytoplasmique, et le centrosome reste à côté, non modifié. Cette différence ne peut cependant pas infirmer la règle générale, car la spermatogénèse de cet animal diffère encore par d'autres caractères importants, comme l'accroissement des spermatides, l'apparition des masses deutoplasmiques dans le cytoplasme des spermatides et l'expulsion de « l'itomère ».

[2] Je crois que chez les Papillons observés par Henneguy les centrosomes ont aussi la forme d'un V, mais à branches très courtes, de sorte qu'en coupe les branches, sectionnées obliquement, étant séparées et courtes, peuvent donner l'illusion de deux granulations rapprochées. J'ai constaté un fait analogue chez *Vanessa*.

s'éloignent les uns des autres, accompagnent les centrosomes et leurs filaments, et arrivent à avoir une position diamétralement opposée, quand la figure de division est constituée [1].

Nous voyons donc, que le rapport génétique observée plusieurs fois entre les pseudopodes et les flagelles ou cils, se retrouve chez les éléments séminaux.

D'un autre côté LENHOSSEK (1898) assimile, les granulations basales des cils de la cellule vibratile, avec les centrosomes, et trouve des rapports analogues entre l'organe locomoteur, les cils vibratiles et les centrosomes [2], comme chez les zoospores, les cellules flagéllées, les cellules séminales mères précoces, et les spermatozoïdes.

*
* *

L'existence presque générale du centrosome dans les cellules, non seulement au moment de la reproduction, mais aussi à l'état de repos et dans les cellules incapables de se reproduire ; le rôle de centre cynétique interne qu'il joue dans les moments dynamiques de la mitose ; ses connections intimes avec les organes de locomotion cellulaire (flagelles, filaments axils, peut-être même avec les cils vibratils) [3], montrent que le centrosome est un organe cellulaire qui a la valeur d'un « kinocentre ». Pour la même raison on pourrait peut-être aussi lui attribuer le rôle de la sensibilité cellulaire, car ces deux propriétés fondamentales, mouvement et sensibilité, ne peuvent plus être séparées comme chez les formes pluricellulaires. D'ailleurs le rôle de stimulant de l'embryogénèse que le

[1] MEVES les considère comme étant en rapport avec la mitose, car un rayon de l'aster pénètre à leur intérieur. Il est possible que ces prolongements jouent un rôle dans le mécanisme de la division cellulaire, comme il le soutient, mais je dois faire remarquer qu'ils existent aussi près des centrosomes, pendant l'état de repos de la cellule. Il y en a probablement deux catégories : les prolongements qui correspondent aux excréscences hyalines de PLATNER, et qui sont en rapport avec la différenciation du filament axile, et ceux qui sont en rapport avec la division cellulaire. PLATNER est arrivé à faire presque la même distinction.

[2] STUDNICKA, ZIMMERMANN (1898) qui trouvent les centrosomes près de la surface vibratile de la cellule, en forme de diplosomes, sont oposés à cette assimilation ; de même FISCHEL, GURWITSCH (1900) qui, basés sur l'étude du développement des cellules vibratiles, considèrent les granulations comme de simples différenciations basales des cils ; VIGNON etc.

[3] PETER (1899) a appliqué les expériences de mérotomie à l'étude des cellules vibratiles, et a prouvé que les granulations basales sont les vrais centres physiologiques pour les mouvements ciliaires.

centrosome joue dans la fécondation, vient à l'appui de cette conception.

*
* *

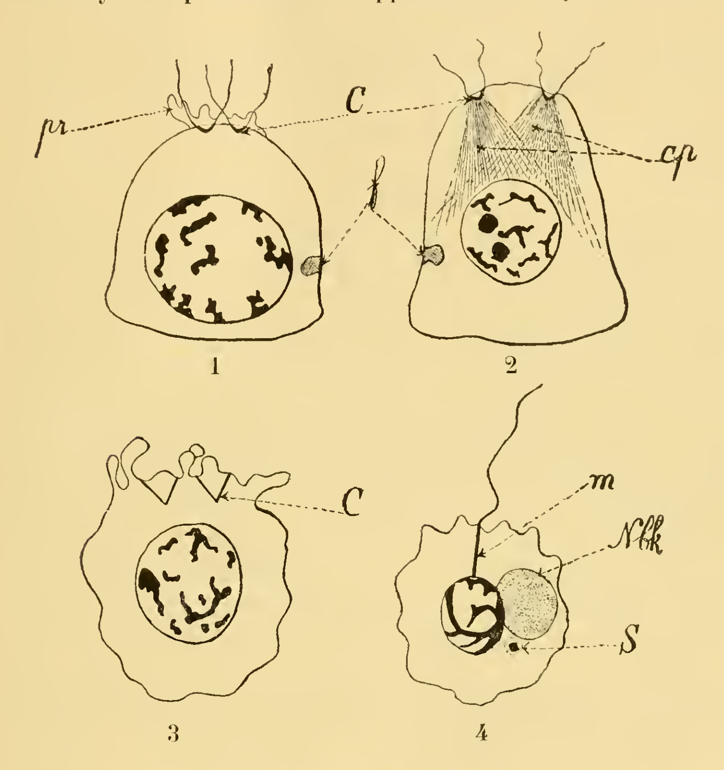
Je crois que la forme de V que possèdent les centrosomes dans les spermatocytes de premier ordre chez quelques animaux, peut nous fournir un moyen pour résoudre la question de la nature du centrosome.

Dans les spermatocytes de premier ordre du *Cybister Roeselii*, les centrosomes ont leurs branches plus longues que chez les Insectes observés par MEVES, et comme ce dernier l'a décrit, les deux V sont situés à la périphérie de la cellule, avec les extrémités dirigées vers la périphérie et en contact avec la membrane de la cellule. *Il n'y a aucune différenciation cytoplasmique, idiosome ou fibrilles radiaires dans leur voisinage*, (fig. 3. *C*). HENNEGUY (1898) (chez *Bombyx mori*, *Hyponomeuta cognatella*) trouve, au contraire, chez d'autres Insectes, une radiation fibrillaire autour de chaque paire de centrosomes périphériques. J'ai vu une disposition semblable chez quelques Papillons p. ex. *Vanessa atalanta* : deux cônes fibrillaires rapprochés, avec leur sommet fixé sur le centrosome périphérique en forme de V, et leur base projetée sur le noyau (fig. 2. *cp*). Ces formations correspondent aux « cônes polaires » décrits, par PLATNER (1886) [1] chez quelques Papillons, comme deux masses coniques et symétriques de substance claire et homogène. Mais PLATNER n'a vu ni les centrosomes à leur sommet, ni leur constitution fibrillaire. Les différences entre les observations de MEVES, les miennes et celles de HENNEGUY, doivent probablement être dues, à une différence dans le mode de formation du fuseau de division. Chez le *Cybister*, les centrosomes en forme de V se trouvent à la périphérie, avant que le spermatocyte présente des indices de prophase, tandis que chez la *Vanessa atalanta*, (probablement aussi chez les Insectes étudiés par HENNEGUY) je n'ai pas vu des centrosomes périphériques, qui ne soient en relation avec les cônes polaires (fig. 1, 2 et 3).

On trouve au contraire dans les spermatocytes du *Cybister*, les deux V centrosomiques, à une certaine distance l'un de l'autre, sans qu'il y ait une union spéciale entr'eux et le cytoplasme. Le

[1] 1886, G. PLATNER. - Die Karyokinese bei den Lepidopteren als Grundlage für eine Theorie der Zellteilung. (*Internat. Monatsch. f. An. u. Hist.* Bd III, Heft 10).

cytoplasme se différencie indépendamment d'eux, au moment de la prophase, et d'une manière différente que chez la *Vanessa atalanta*. Je crois même que, seulement après avoir pénétré à l'intérieur du spermatocyte et qu'ils se sont rapprochés du noyau, les centro-



SCHÉMAS DE QUELQUES SPERMATOCYTES D'INSECTES

1. Spermatocyte de 1er ordre de *Pygaera bucephala*, au repos, d'après MEVES. — 2. Spermatocyte de 1er ordre de *Vanessa atalanta*. — 3. Spermatocyte de 1er ordre de *Cybister Roeselii*, au repos. — 4. Spermatide de *Cybister Roeselii* (premier stade). *C*, centrosome ; *cp*, cône polaire ; *f*, reste fusorial ; *m*, « mittelstück » ; *nbk*, Nebenkern ; *pr*, prolongements cytoplasmiques (« excréscences hyalines » de PLATNER) ; *s*, la « sphère » de la spermatide.

somes entrent en rapport avec la zone interne cytoplasmique, destinée à constituer l'aster et une partie du fuseau. Dans tous les cas, chez le *Cybister Roeselii* comme MEVES aussi l'a observé chez d'autres Insectes, les centrosomes se trouvent tout à fait à la périphérie de la cellule, éloignés du noyau, et n'ayant aucun rapport avec les différenciations cytoplasmiques. Leur forme spéciale en V, leur situation périphérique, et l'état de repos dans lequel se trouve la

cellule, sont je le crois, des arguments en faveur de l'opinion que le centrosome est une formation réelle. Si l'on ne prenait en considération que la forme spéciale que les centrosomes ont à ce moment, je ne vois pas du tout comment on pourrait l'expliquer par des courants osmotiques, ou par des modifications structurales cytoplasmiques, comme le veulent EISMOND et d'autres. Il ne peut être non plus le point central d'insertion d'un système de fibrilles contractiles, comme dans l'hypothèse D'HEIDENHAIN. Cette forme de V n'est pas seulement un simple accident, mais représente une *précocité de développement :* chaque V représente les centrosomes du spermatocyte de deuxième ordre, et chaque branche de V le centrosome d'une spermatide (fig. 4, *m*). Le centrosome de la spermatide existe dans le spermatocyte de premier ordre, et c'est déjà une longue baguette, un « mittelstück », qui ne grandira plus que très peu pendant les divisions de maturation. Il a déjà acquis, dans le spermatocyte de premier ordre, c'est-à-dire deux générations cellulaires plus tôt, la longueur nécessaire pour pouvoir s'étendre du noyau de la spermatide jusqu'à la paroi cellulaire. Donc on trouve déjà dans le spermatocyte de premier ordre, les queues préformées des quatre futurs spermatozoïdes (« mittelstück » + filament axile), il s'agit donc du *développement précoce* d'un véritable organe cellulaire.

En considérant donc la forme spéciale que présentent ces centrosomes en V, la position qu'ils occupent dans la cellule, et l'autonomie qu'ils montrent dans les spermatocytes avant la période de maturation ; et considérant que leur forme correspond à une précocité de développement, on peut tirer les conclusions suivantes :

1° Le centrosome est une formation réelle, un vrai organe cellulaire. Il présente quelqu'autonomie, et sa forme est, jusqu'à un certain point, indépendante des modifications structurales de la cellule.

2° Grâce à cette autonomie, il grandit et se développe par sa propre activité.

3° Il se transmet par division, d'une génération cellulaire à l'autre et peut présenter une précocité de développement, dans quelques cas de transformation cellulaire rapide.

VII

RECHERCHES SUR LE MÉCANISME INTIME DE LA FORMATION DE LA POURPRE CHEZ LE *PURPURA LAPILLUS*

2e NOTE [1]

par A. LETELLIER

M. Raphaël DUBOIS a présenté à l'Académie des Sciences le 27 Janvier 1902 une note sur le mécanisme intime de la formation de la pourpre. Cette note, j'en demande pardon à son auteur, m'ayant paru, à cause du vague de sa rédaction, donner aux phénomènes par lui décrits une généralité qui était en contradiction avec les faits que j'avais observés sur la production de la pourpre chez le *Purpura lapillus*, j'ai entrepris une série nouvelle d'expériences dont j'ai publié les résultats dans les Archives de Zoologie Expérimentale et Générale. Notes et Revues nº 3 1902. Des conclusions que j'en ai tirées, je n'ai rien à retrancher et encore aujourd'hui je puis dire que :

« Quand on extrait des glandes à pourpre du *Purpura lapillus*, « par l'alcool, par l'éther ou le chloroforme, les substances pho- « tochimiques aptes à produire la pourpre, la lumière seule, sans « l'action d'une zymase suffit à produire la couleur pourpre, phé- « nomène vraisemblablement accompagné d'une oxydation des « substances photochimiques. »

Mais M. Raphaël DUBOIS ne donnait pas à ses expériences la généralité que je leur attribuais. Elles avaient pour but, je l'ai su par les lettres qu'il m'a adressées depuis, non de découvrir comment les substances photochimiques *une fois formées* se transforment en pourpre, mais bien de savoir comment elles s'élaborent à l'intérieur des cellules de la glande, c'est-à-dire de découvrir le processus véritablement intime de la production des substances aptes à donner la pourpre.

C'est là une recherche absolument nouvelle, dont j'ai vivement félicité M. Raphaël DUBOIS, et qui est appelée à nous donner plus

[1] La 1re note a paru dans les *Archives de Zoologie Expérimentale et Générale.* « Notes et Revue », nº 3, 1902.

tard des indications précieuses sur la formation d'une foule de corps qu'on trouve dans les humeurs des animaux, s'il peut nous apporter une vérification irréfutable de l'exactitude de ses expériences et si surtout il en peut généraliser les résultats. En tous cas, il n'y a aucune contradiction forcée entre ce que j'ai écrit et ce que dit M. Raphaël Dubois : les objets d'étude sont différents, rien de surprenant à ce que les résultats ne soient pas les mêmes ; aucune raison pour que les expériences de l'un soient exactes et celles de l'autre erronées. Dans ces conditions ce qu'il faut faire, il me semble, c'est suivre attentivement les suggestives expériences de M. Raphaël Dubois, les étudier sous toutes leurs faces et en tirer les conséquences qu'elles comportent. C'est là le but que je me propose dans cette seconde note.

Il me semble que, pour l'intelligence du sujet qui m'occupe et qui n'est pas aussi familier à beaucoup, il n'est pas hors de propos de faire ici rapidement l'histoire de la pourpre : le lecteur comprendra plus facilement l'intérêt qu'à présenté la découverte de cette matière colorante et les progrès qu'ont fait nos connaissances à son sujet dans la suite des temps. Les recherches de M. Raphaël Dubois n'y perdront rien en importance, tout en étant les plus récentes.

Les anciens ont découvert, par hasard puis ensuite en cherchant, que divers Mollusques gastéropodes secrètent une substance jaunâtre qui, lorsqu'on l'a étendue sur les étoffes leur donne, par une exposition plus ou moins longue à la lumière, une belle couleur. Cette couleur variait avec l'animal qui avait fourni la matière colorante ; bleue avec le *Murex trunculus,* elle était rose avec le *Murex brandaris,* rouge sang avec le *Purpura hæmastoma,* rouge sombre avec le *Purpura lapillus* ; mais quelle que fût sa couleur ils l'appelaient pourpre. Cette découverte, qui aujourd'hui serait insignifiante avait pour les anciens une grande importance. On ne connaissait alors que les couleurs végétales qui passent rapidement à la lumière tandis que la pourpre ne passe pas et devient au contraire plus belle en vieillissant. Aussi les Phéniciens, qui étaient d'intrépides navigateurs, ont-ils cherché sur tous les rivages des mers connues des anciens les endroits où les mollusques à pourpre abondaient ; ils y ont fondé des comptoirs et apporté les premiers rudiments des arts industriels jusqu'alors ignorés des peuples qui habitaient au nord de la Méditerranée. Les auteurs anciens ont tous

parlé de la pourpre ; il en est question dans les vieux papyrus et on peut lire son nom sur les monuments de l'antique Egypte. Nous savons quelles étaient les couleurs les plus appréciées ; qu'elle avait une odeur désagréable ; quel était son prix élevé ; en un mot quelle était son importance religieuse et politique [1].

Réaumur, au XVIII[e] siècle et plusieurs autres observateurs postérieurs ont cherché dans quelles conditions apparaît la pourpre, mais c'est Lacaze-Duthiers qui en a précisé très exactement les conditions de formation. Ayant eu l'occasion d'observer à Mahon la pourpre fournie par la *Purpura hæmastoma* il a fait de nombeuses expériences avec l'humeur que secrète ce mollusque, mais il ne s'est pas contenté de constater comment apparaît la pourpre et de faire des photographies avec la substance purpurigène, il a étudié la glande secrètrice de l'animal avec ce soin et cette précision qui lui étaient habituels et qui ne laissent à ceux qui s'occupent après lui de l'anatomie d'un organe qu'il avait déjà étudié presque rien à glaner. Puis il a étendu ses recherches aux glandes à pourpre des *Murex trunculus* et *brandaris*, enfin à celle du *Purpura lapillus.*

L'anatomie des glandes étant faite, il n'y avait plus qu'à étudier l'humeur qu'elles secrètent et à en isoler les corps qui, sous l'action de la lumière, donnent la couleur pourpre. C'est ce que j'ai fait, M. de Lacaze-Duthiers m'ayant indiqué cette recherche comme devant être intéressante. J'ai trouvé dans la secrétion du *Purpura lapillus* trois corps distincts, un jaune qui ne change pas à la lumière et deux autres, le premier vert foncé devenant rapidement bleu au soleil, l'autre vert cendré et virant à la longue au rouge carmin : de l'ensemble de ces trois couleurs résulte une coloration d'abord jaune, puis verte par l'apparition du bleu, enfin rouge sombre. Mais l'étude physique et chimique que j'ai donnée deces corps est incomplète, et d'ailleurs je ne l'ai point étendue aux secrétions des *Murex trunculus* et *brandaris,* pas plus qu'à celle du *Purpura hoemastoma* que je ne pouvais pas me procurer.

Avec les nouvelles expériences de M. Raphaël Dubois la question de la pourpre, suivant l'ordre logique des choses, prend un nouvel

[1] Le lecteur qui trouvera cet exposé trop rapide lira avec plaisir.

« Ein Beitrag zur Purpurkunde » par le D[r] Alexander Dedekind, le savant conservateur du Musée egyptien de Vienne, et, du même auteur, dans les *Archives de Zoologie Expérimentale et Générale* : « La pourpre verte et sa valeur pour l'interprétation des écrits des Anciens. »

Dans *Oesterreichische Monatsschrift fur den Orient.* Juin 1898. « Zur Purpurkundé » etc.

aspect. M. R. Dubois cherche ainsi que je l'ai déjà dit, comment se forment dans l'intimité des cellules de la glande les corps qui deviennent bleu ou rouge quand on les expose à la lumière. Il lui a semblé qu'ils résultent de l'action d'une zymase qu'il appelle purpurase sur une autre substance qu'il nomme purpurine et que c'est de la réaction mutuelle de ces substances que résultent les corps qui en définitive donnent la pourpre quand on les soumet à l'action des rayons solaires. Ses expériences sont très curieuses et méritent qu'on s'y arrête.

M. R. Dubois m'a envoyé deux bandes de papier par lui préparées, la première imprégnée de purpurine provenant du *Murex trunculus*, la seconde de la purpurine qu'il avait extraite du *Murex brandaris*; à cet envoi était joint un tube contenant du sable mélangé d'une purpurase dont il ne m'a pas dit l'origine. Avec ces éléments j'ai pu répéter ses expériences qui ont parfaitement réussi. De ce premier essai j'ai conclu que la purpurase secrétée par un Molusque devait être la même chez l'autre *Murex*, à moins qu'il y eût un mélange, ce que j'ignore. J'ai alors voulu à mon tour préparer une purpurase avec le *Purpura Papillus*. J'ai obtenu une substance blanche qui desséchée a pris l'aspect vitreux. Cette substance ayant été déposée humide sur le papier imprégné de la purpurine du *Murex trunculus* que m'avait envoyé M. Raphaël Dubois a fait virer, à la lumière, ce papier au bleu, mais elle a été sans action dans les mêmes conditions expérimentales sur le papier imprégné de la purpurine du *Murex brandaris* qui faisait partie du même envoi. Ainsi cette purpurase, extraite du *Purpura lapillus*, est différente de celle que j'avais reçue et qui agissait sur les deux papiers, et d'autre part, quoique retirée de la glande d'un animal appartenant à une autre famille elle a agi sur la purpurine d'une espèce toute spéciale de Murex, le *Murex trunculus*.

Je n'ai pas réussi à préparer la purpurine du *Purpura lapillus*, j'ai opéré sur un trop petit nombre de Mollusques, ou plus vraisemblablement je m'y suis mal pris puisque M. R. Dubois a été plus heureux [1]; c'est une vérification à refaire. Enfin je n'ai préparé ni purpurase, ni purpurine des *Murex trunculus* et *brandaris*, quoique M. R. Dubois m'ait fait un envoi de ces derniers; parceque je n'avais pas le temps de m'en occuper quand je les ai reçus et

[1] *Comptes-rendus de l'Académie des Sciences*, 27 janvier 1903. — Note de M. Raphaël Dubois, sur la formation de la pourpre du *Purpura lapillus*.

qu'un grand nombre étaient morts lorsqu'après un séjour peu prolongé cependant dans des bacs d'eau de mer de la Station zoologique de Luc-sur-Mer, j'ai eu enfin le loisir de les étudier.

En résumé la vérification que j'ai faite se réduit à ceci : avec les éléments que m'a fournis M. Raphaël Dubois j'ai vu ce qu'il avance, et, quand j'ai cherché à étendre au *Purpura lapillus* les expériences de M. R. Dubois je n'ai réussi qu'à préparer une zymase apte à agir sur le papier imprégné de la purpurine du *Murex trunculus* seul. Je regrette que mes occupations ne m'aient pas permis de recommencer la recherche de la purpurine du *Purpura lapillus*, je serais très vraisemblablement arrivé au même résultat que M. Raphaël Dubois.

Je terminerai par une simple remarque. La substance *une fois formée* qui donne la pourpre bleue est la plus facilement impressionnable, elle vire au bleu à la lumière diffuse, surtout si on l'expose à la vapeur d'eau bouillante. C'est même un procédé dont je me suis servi autrefois pour montrer de la pourpre bleue dans une conférence sur la pourpre : on étale la substance jaune de la glande à pourpre sur une lame de verre, puis on l'expose à l'action de la vapeur d'eau, la pourpre bleue apparaît et la lame peut servir à des projections. Par une longue exposition à la lumière, le bleu cesse d'être distinct par l'apparition du rose rouge [1]. Or il est très curieux que ce soit précisément le papier imprégné de la purpurine qui fournit la matière photochimique devant devenir bleue à la lumière qui soit celui sur lequel agit la zymase extraite du *Purpura lapillus*. C'est ce qui m'a amené à chercher si diverses humeurs appartenant au *Purpura lapillus* et à d'autres Mollusques gastéropodes ne produiraient pas la même réaction. Dans plusieurs expériences j'ai obtenu des traces de coloration, mais ces expériences n'ayant point été entourées de toutes les garanties d'exactitude qu'on est en droit d'exiger de pareilles recherches, je ne ferai que signaler la question à ceux qu'elle intéresse.

Caen, le 8 Février 1903.

[1] On peut observer également une coloration bleue de la glande à pourpre et des parties voisines quand on fait cuire les *Purpura lapillus* pour les manger.

COMPTES RENDUS BIBLIOGRAPHIQUES

VIII

C. Lévaditi. — Le leucocyte et ses granulations. *Un volume in-8° écu.* (Collection Scientia). *C. Naud, éditeur, 3, rue Racine, Paris.* Cartonné à l'anglaise . . . . 4 fr.

Dans ce nouveau volume de la collection *Scientia*, le docteur Levaditi s'est proposé d'écrire un côté de l'histoire du leucocyte. Son livre ne nous raconte pas le rôle du leucocyte dans la défense de l'organisme. Les grands problèmes d'ordre physiologique et pathologique, phagocytose, immunité, coagulation du sang, sont laissés de côté. Il s'agit seulement ici du côté histologique et clinique de la question, c'est-à-dire de la morphologie, du développement et des variations numériques des leucocytes.

Après un chapitre de considérations générales, M. Levaditi nous montre la valeur de la méthode chromatique d'Ehrlich. Sans doute la structure physique des granulations joue un rôle dans la détermination de leurs affinités colorantes. Mais leur constitution chimique doit être différente pour qu'un même procédé de fixation, la chaleur, appliqué à des principes chimiquement identiques, puisse aboutir à des écarts aussi marqués que ceux que l'on décèle au point de vue chromatophile. Par sa méthode, Ehrlich a pu définir les diverses espèces de globules blancs et les grouper en *leucocytes dépourvus de granulations* comprenant les lymphocytes et les gros mononucléaires (macrophages de Metschnikoff) et en *leucocytes granulés*, comprenant les polynucléaires neutrophiles, les polynucléaires éosinophiles, et les mastzellen ou leucocytes basophiles métachromatiques. M. Levaditi étudie avec détails ces divers leucocytes et leurs granulations. Puis il recherche leur origine et les relations qu'ils ont entre eux, en s'attachant à démontrer le bien fondé des vues d'Ehrlich. La moelle osseuse est considérée comme le seul endroit où prennent naissance chez l'adulte les leucocytes granulés. Ces éléments se développent soit aux dépens des myélocytes où apparaissent des granulations endogénétiques, soit par voie karyocinétique. Les diverses formes ne dérivent donc pas les unes des autres ; elles sont dès l'abord individualisées. Leurs granulations sont spécifiques. La rate et les ganglions lymphatiques, générateurs des lymphocytes, sont opposés à la moelle, qui fournit les gros mononucléaires et la série granulée.

M. Levaditi passant ensuite au côté clinique de la question étudie avec grands détails les variations numériques des leucocytes. (Taux normal des leucocytes. Hypoleucocytose ou leucopénie. Leucocytose passive ou leucocytose des lymphocytes. Leucocytose active comprenant la neutrophilie, l'éosinophilie et la mastzellen-leucocytose.)

L'éosinophilie à elle seule comprend deux chapitres où sont décrites successivement l'éosinophilie toxique, l'éosinophilie réactionnelle (crise des maladies infectieuses), l'éosinophilie dans l'asthme, dans les affections cutanées et dans les affections parasitaires, enfin les éosinophilies locales (crachats, vésicules d'herpès etc.).

C'est donc un livre très dense que celui de M. Levaditi. On reprochera peut-être à l'auteur d'avoir trop uniformément conclu comme son maître Ehrlich. Mais quel guide plus sûr pouvait-il suivre au milieu des controverses ? Une exposition doctrinale a d'ailleurs l'avantage d'apporter la clarté dans une question confuse et de grouper avec enchaînement des faits souvent contradictoires. Ne sourions donc pas si ce livre, par exemple, nous enseigne avec assurance l'origine et les relations des mononucléaires.

Nous regretterons pour les zoologistes que l'auteur n'ait pas fait la part plus large aux Invertébrés. Il eut pu compléter les quelques lignes qu'il leur accorde (p. 38) en consultant seulement la revue critique de Cuénot (Les globules sanguins et les organes lymphoïdes des invertébrés. *Arch. d'anat. microscopique* t. I. fasc. 2). Incomplets aussi les renseignements sur les leucocytes des Vertébrés inférieurs, dont les caractères ne sont pas superposables à ceux des leucocytes des Mammifères.

Le livre commence par un index bibliographique où les travaux sont sériés et groupés par questions. Cet index rendra de réels services qui auraient été plus grands, si nous

avions trouvé dans cette bibliographie le titre complet des travaux au lieu de n'y rencontrer que le nom de l'auteur suivi du nom de la publication où à paru l'ouvrage. De même, on souhaiterait bien que dans le corps du texte les sources soient indiquées par des références en chiffres comme celtes qu'on a coutume d'intercaler dans les mémoires spéciaux.

Ces critiques de détail ne peuvent faire douter de la valeur du livre si recommandable de M. Levaditi.

O. D.

IX

BIBLIOTHÈQUE DU LABORATOIRE ARAGO[1]

MÉMOIRES ET VOLUMES ISOLÉS

D (*Suite*)

Deschamps (A.). — Recherches d'anatomie comparée sur les Gastéropodes pulmonés, Bruxelles, 1898.

Deshayes (G. P.). — Histoire naturelle des Mollusques. — Exploration scientifique de l'Algérie pendant les années 1840, 1841, 1842.— 2 vol. Texte et Atlas, Paris, 1844.

Deslongchamps (E.). — Observations sur quelques Dauphins appartenant à la section des Zyphiidés, Caen, 1886.

Dewitz (J.). — Ueber den Rheotropismus bei Thieren, Leipzig, 1899.

Dewoletzky (R.). — Neuere Forschungen über das Gebiss der Säuger, Czernowitz, 1895.

Diesing (C. M.). — Systema Helminthum, 2 vol. Vienne 1850-1851.

Dimmock (G.). — The standard natural History, II, *Coleoptera*, Boston.

Dimmock (G.). — The anatomy of the mouth-parts and of the sucking apparatus of some Diptera, Boston, 1881.

Dimmock (G.). — Notes on parasitic Hymenoptera, with descriptions of some new species, Washington, 1892.

Dixon (F.). — On the arrangement of the mesenteries in the genus *Sagartia* Gosse, Dublin, 1888.

Dixon (G.-Y.). — Remarks on *Sagartia venusta* and *Sagartia nivea* Dublin, 1888.

Doderlein (L.). — Ueber das Skelet des *Tapirus pinchacus*, Bonn, 1877.

Dohrn (A.). — Die embryonale Entwicklung des *Asellus aquaticus*, Leipzig, 1866.

Dohrn (A.). — Untersuchungen über Bau und Entwicklung der Arthropoden, Leipzig, 1869-1870.

Dohrn (A.). — Der Ursprung der Wirbelthiere und das Princip des Functionswechsels, Leipzig, 1875.

[1] Voir *Notes et Revue* 1901, n°s 2, 4, 5, 1902, n°s 2, 3, 6, 7, et 1903, n° 1.

Dollo (L.). — Note sur la présence chez les Oiseaux du « troisième trochanter » des Dinosauriens et sur la fonction de celui-ci, Bruxelles, 1883.

Donnadieu (A. L.). — Recherches pour servir à l'histoire des Tétrarynques, Lyon, 1875.

Donnadieu (A. L.). — Contribution à l'histoire de la Ligule, Paris, 1877.

Donnadieu (A. L.). Sur un Acarien nouveau suivi d'un essai d'une classification parallèle de l'ordre des Acariens, Paris, 1877.

Donnadieu (A. L.). — Etudes sur les Ligules, Lyon, 1877.

Douglas (J.-W.), et J. Scott. — The british *Hemiptera*. I *Hemiptera-heteroptera*, London, 1865.

Doumet (N.). — Catalogue des Poissons recueillis ou observés à Cette, Montpellier, 1860.

Doumet (N). — Description d'un nouveau genre de Poissons, Paris, 1864.

Draparnaud (J. P. R.). — Histoire naturelle des Mollusques terrestres et fluviatiles de la France, Paris.

Drasche (R. von). — Die Synascidien der Bucht von Rovigno. Wien, 1883.

Drasche (R. von). — Ueber Einige neue und weniger gekannte Aussereuropäische einfache Ascidien, Wien, 1884.

Drew (G. A.). — Some Observations on the habits, anatomy and embryology of members of the *Prosobranchia*, Jena, 1899.

Drew (G. A.). *Yoldia limatula*, Baltimore, 1899.

Drew (G. A.). — Locomotion in *Solenomya* and its relatives, Jena, 1900.

Drouet (H.). — Mollusques terrestres et fluviatiles de la Côte-d'Or, Paris, 1867.

Drouet (H.). — *Unionidæ* de la Russie d'Europe, Paris, 1881.

Dubois (R.). — Les Elatérides lumineux. Contribution à l'étude de la production de la lumière par les êtres vivants, Meulan, 1886.

Dubois (R.). — Anatomie et physiologie comparées de la Pholade dactyle, Paris, 1892.

Paru le 20 Mars 1903.

Les directeurs :

G. Pruvot et E.-G. Racovitza.

Le gérant : Charles Schleicher.

Eug. MORIEU, Imp.-Grav., 140, Boul. Raspail. Paris (6e) — Téléphone : 704-75

ARCHIVES

DE

ZOOLOGIE EXPÉRIMENTALE ET GÉNÉRALE

FONDÉES PAR

H. DE LACAZE-DUTHIERS

PUBLIÉES SOUS LA DIRECTION DE

G. PRUVOT
Chargé de Cours à la Sorbonne
Directeur du Laboratoire Arago

ET

E. G. RACOVITZA
Docteur ès sciences
Sous-Directeur du Laboratoire Arago

4e SÉRIE, T. I. NOTES ET REVUE 1903. N° 3.

X

L'HÉRÉDITÉ DE LA PIGMENTATION CHEZ LES SOURIS

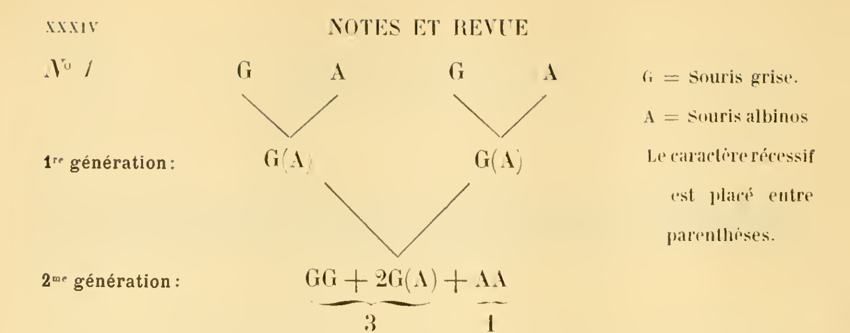
(2me NOTE)

par L. Cuénot

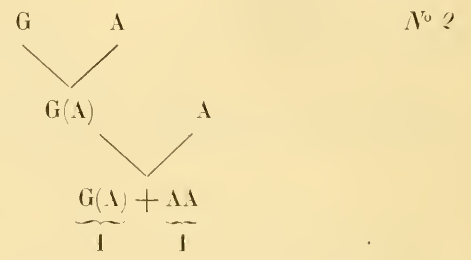
Professeur à la Faculté des Sciences de Nancy

I. Hérédité de la pigmentation chez les Souris noires

Dans une note précédente, j'ai montré que les croisements entre Souris grise sauvage et Souris albinos suivaient rigoureusement la règle de Mendel (type *Pisum*), quant au caractère différentiel présence de pigment et absence de pigment. Les hybrides de première génération sont toujours, sans exception, identiques à la Souris grise, comme l'avaient déjà constaté Crampe (1885) et Haacke (1897), c'est-à-dire que le caractère pigment est dominant par rapport au caractère absence de pigment. Ces hybrides, croisés entre eux, fournissent 3 gris pour 1 albinos, soit une forme pure revenue au type gris, 2 gris hybrides, et une forme pure revenue au type albinos, conformément au schéma suivant :



D'autre part, des Souris grises hybrides (hétérozygotes suivant l'expression de Bateson), croisées avec des albinos, donnent autant d'individus gris (hybrides) que d'albinos, conformément au schéma suivant :



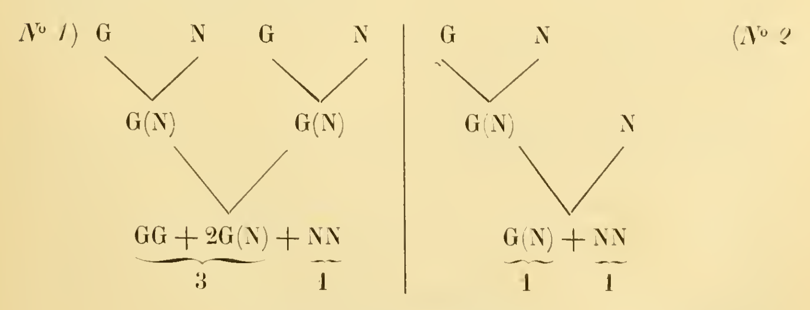
Parmi les produits de croisement entre des Souris grises hybrides de troisième génération et des Souris albinos, j'ai trouvé plusieurs fois des individus à pelage noir, constituant une variété nouvelle, une *mutation régressive*, comme dirait de Vries ; cette variété n'est du reste pas nouvelle, et plusieurs auteurs, notamment Castle (**1903**), rapportent l'avoir obtenue dans des élevages analogues. Elle se distingue du type gris sauvage par sa belle couleur noire veloutée, un peu moins foncée sous le ventre, et l'absence totale de teinte fauve ; les poils, examinés au microscope, présentent une grande quantité de granules pigmentaires noirs, mais on n'y trouve jamais la moindre trace des granules jaunes qui colorent l'extrémité des poils de la Souris grise. La démarcation entre les deux formes est si nette que je n'ai jamais été embarrassé pour ranger dans l'une ou l'autre catégorie les centaines de Souris grises et noires de mes élevages.

Les croisements entre la mutation noire et les albinos suivent exactement la règle de Mendel, comme on pouvait s'y attendre. Les hybrides de 1re génération sont toujours pigmentés, gris ou noirs (je montrerai plus loin qu'on peut obtenir à volonté l'une ou l'autre

teinte, suivant l'albinos qu'on emploie); la descendance des hybrides noirs, croisés entre eux, comprend 3 individus noirs pour 1 albinos (schéma n° 1). Enfin, si l'on croise les hybrides noirs avec des albinos, on obtient autant d'individus pigmentés que d'albinos (schéma n° 2). La règle de MENDEL s'applique donc strictement.

Il est du reste très probable que, chez les Mammifères tout au moins, les vrais albinos (yeux rouges, pelage pouvant être blanc ou partiellement coloré) sont toujours récessifs par rapport aux variétés pigmentées à yeux noirs : les produits de croisement ont toujours les yeux noirs et un pelage pigmenté de couleur variable, mais les albinos réapparaissent dans leur descendance suivant la règle de MENDEL. Cette généralisation est autorisée par les expériences et observations plus ou moins complètes de divers auteurs, notamment celles de HAACKE et de VON GUAITA (Souris valseuses du Japon, grises ou noires tachetées de blanc), de CRAMPE (*Mus decumanus* gris, noirs ou tachetés), de CASTLE (Cobayes et Lapins), de RASPAIL (Lapin gris de garenne croisé avec Lapin russe à yeux rouges) de RÖRIG (Chevreuil albinos croisé avec Chèvre normale ou noire), de FARABEE (Nègre albinos croisé avec une Négresse ordinaire).

Après avoir obtenu des Souris noires de race pure, c'est-à-dire de parfaits homozygotes, suivant l'expression de BATESON, j'ai recherché quel était le résultat du croisement entre la mutation noire et le type gris sauvage. Là encore, la règle de MENDEL s'applique rigoureusement : les hybrides de 1re génération sont toujours gris; donc le caractère gris est dominant par rapport au caractère noir. Ces hybrides gris, croisés entre eux, fournissent 3 individus gris pour 1 noir (schéma n° 1); d'autre part, si on croise ces hybrides gris par des noirs de race pure, on obtient autant d'individus noirs que de gris (schéma n° 2).



G = Souris grise ; N = Souris noire.

Enfin, pour achever de démontrer que le noir est bien récessif par rapport au gris, il suffit de croiser entre eux des individus noirs comptant dans leur lignée ancestrale un nombre quelconque de parents gris; on obtient uniquement des produits noirs et le gris ne réapparaît jamais.

Autant qu'on peut en juger en dépouillant les généalogies très embrouillées de Crampe, il est très probable que la dominance du gris sur le noir se présente aussi chez *Mus decumanus :* en effet, Crampe a observé : 1° que les variétés noires croisées avec le type gris donnaient exclusivement des produits gris; 2° que ces produits gris, croisés entre eux, fournissaient un mélange de gris et de noirs; 3° que les variétés noires, croisées entre elles, avaient des descendants uniquement noirs, le gris qui pouvait exister dans leur lignée ancestrale ne réapparaissant jamais.

II. Transmission héréditaire de pigmentation par les Souris albinos

Les biologistes qui poursuivent actuellement des études expérimentales sur l'hérédité, par des croisements entre animaux de couleur différente, admettent implicitement que la variété albinos à yeux rouges est une forme pure, toujours identique à elle-même, et récessive par rapport aux variétés pigmentées avec lesquelles on la croise [1].

L'albinos ne semble pas contenir de pigment en puissance, ni dans son soma, ni dans son plasma germinatif, puisque des albinos croisés entre eux donnent indéfiniment des albinos, sans que réapparaisse jamais le caractère pigmenté ; il semble donc que lorsqu'on opère des croisements avec des albinos, il n'y a aucun intérêt à connaître la couleur de leur ancêtres pigmentés plus ou moins proches. L'expérience que je vais rapporter montre au contraire que dans certaines conditions, les Souris albinos sont parfaitement aptes à transmettre la couleur des individus pigmentés qu'elles comptent parmi leurs ascendants.

Je possède des Souris albinos *identiques d'aspect* (pelage blanc pur, yeux rouges) qui ont trois origines ancestrales différentes : 1° dans l'ascendance des unes, depuis six générations au moins, les parents pigmentés ont tous été gris ; 2° d'autres proviennent du

[1] Voir les travaux de Crampe (**1885**), Haacke (**1895-1897**), von Guaita (**1898-1900**) qui ne connaissaient pas la loi de Mendel, puis ceux de Cuénot (**1902**), Darbishire (**1902**), Castle (**1903**).

croisement de deux Souris noires, dont l'ascendance est variable ; 3° d'autres encore proviennent du croisement de deux Souris jaunes, dont l'ascendance est plus ou moins compliquée.

Des Souris *noires* (pelage d'un noir de velours, yeux noirs) sont réparties en trois lots :

Le 1er est croisé par des albinos à parenté *grise*.

Le 2me est croisé par des albinos à parenté *noire*.

Le 3me est croisé par des albinos à parenté *jaune*.

On peut faire l'expérience d'une façon différente, en donnant à un même mâle noir, successivement, trois femelles albinos, appartenant aux trois catégories précitées.

On obtient :

Dans le 1er lot, toujours des Souris *grises*.

Dans le 2me lot, toujours des Souris *noires*.

Dans le 3me lot, un mélange de Souris *jaunes* et *grises*, ou bien de Souris *jaunes* et *noires*.

On voit donc que l'ascendance des albinos a une influence bien nette sur la teinte du pelage de leurs descendants ; je n'ai cité que cette expérience, mais elle est corroborée par beaucoup d'autres, tout aussi démonstratives, mais plus compliquées, que je n'expose pas, faute de place. Cette constatation, qui n'avait pas encore été faite jusqu'ici, donne la clé des résultats contradictoires obtenus par les auteurs qui ont fait des croisements entre albinos et individus pigmentés (Lapins, Souris, Rats) ; sans s'en douter, ils ont opéré avec des albinos de valeur différente, et par suite la couleur des produits a paru échapper à toute règle. Certainement, les Souris albinos que vendent les marchands ont des origines ancestrales variées, par conséquent une influence héréditaire variable, malgré l'identité de leur aspect extérieur.

Mais comment interpréter ce résultat dans les idées actuelles sur la constitution du plasma germinatif? Les travaux anciens et récents sur l'hybridation expérimentale, bien plus que les raisonnements théoriques, ont amplement démontré que l'existence de plasmas ancestraux est tout à fait inadmissible, et notre explication devra avant tout s'interdire d'y recourir.

Je rappellerai tout d'abord que le pelage des Souris grises est formé de poils colorés par deux pigments différents, un brun noirâtre et un jaune, tandis que chez les Souris noires, il n'existe que le pigment noirâtre, le jaune manquant d'une façon totale ;

chez les Souris jaunes, le pigment jaune prédomine de beaucoup, le pigment noirâtre pouvant être présent en petite quantité ou tout à fait absent. D'autre part, on sait que les auteurs qui ont récemment étudié la genèse des pigments mélaniques, BIEDERMANN, VON FÜRTH et H. SCHNEIDER, GESSARD, admettent que ces pigments résultent de l'action d'une diastase oxydante (tyrosinase) sur une substance chromogène ; il y a de bonnes raisons pour supposer que les choses se passent de même pour les pigments des poils ; il y aurait donc dans ceux-ci soit deux chromogènes différents et une seule diastase, soit un seul chromogène et deux diastases, l'une pour le pigment noirâtre, l'autre pour le pigment jaune. Adoptons provisoirement, pour la commodité du langage, cette dernière hypothèse.

Le plasma germinatif d'une Souris grise doit contenir en puissance les trois substances qui, par leurs réactions réciproques, produiront plus tard les dépôts pigmentaires des poils; et sans doute ces trois subtances sont contenues à l'état potentiel dans autant de particules matérielles du plasma germinatif (particules représentatives ou substances qualitatives de l'œuf = *mnémons* [1]). Chez une Souris grise, il y a trois mnémons, un pour le chromogène et deux pour les deux diastases ; chez une Souris noire, il y a seulement deux mnémons, l'un pour le chromogène et l'autre pour la diastase formatrice du pigment noirâtre.

Quant aux albinos, tout s'explique si l'on admet que leur plasma germinatif renferme seulement les mnémons des diastases, celui du chromogène manquant totalement. Dans ces conditions, il ne peut se former de poils colorés chez l'albinos, puisqu'il manque une des substances indispensables à la réaction, mais on comprend facilement que l'albinos transmettra à sa progéniture soit les mnémons pour les deux diastases, soit un seul mnémon, s'il n'en possède qu'un.

L'expérience que j'ai rapportée plus haut peut maintenant s'interpréter (je me bornerai aux deux premiers lots, le troisième étant un peu plus compliqué) : quand on croise un gamète de Souris noire par un gamète de Souris albinos à ascendance grise, on additionne le chromogène du premier gamète avec les deux diastases du second, et l'hybride a nécessairement un pelage gris.

Quand on croise le même gamète de Souris noire par un gamète

[1] Ce terme de *mnémons* est emprunté à COUTAGNE (**1902**).

d'albinos à ascendance noire, on n'introduit que la diastase formatrice du pigment noirâtre, l'autre faisant défaut, et il est tout naturel que les hybrides aient toujours, sans exception, un pelage noir.

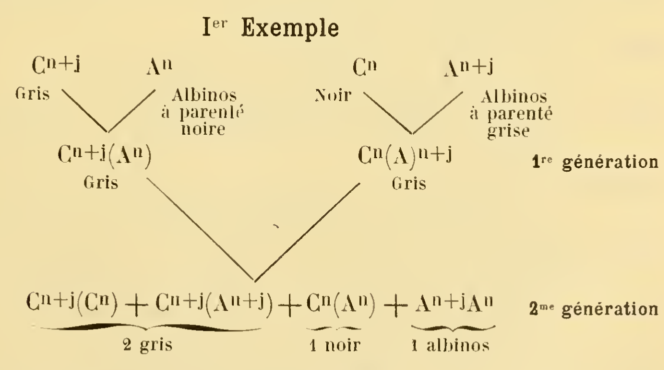
Cette explication, toute hypothétique et provisoire qu'elle soit, rend parfaitement compte de ce que produisent les croisements les plus variés entre Souris grises, noires et albinos, quelles que soient les complications de leurs généalogies ; j'ai même pu prévoir, avec son aide, les couleurs que devaient donner certains croisements non encore essayés, et l'expérience a vérifié constamment la prévision. Elle a encore l'avantage de substituer à la notion de dominance (du gris et du noir sur l'albinos, et du gris sur le noir), notion qui n'est que l'expression du fait constaté, une explication d'ordre chimique, susceptible de vérification expérimentale. Mais il reste à prouver qu'elle s'applique aux autres variétés colorées de la Souris ; c'est ce que montreront mes expériences en cours.

Nancy, 3 Mars 1903.

*
* *

A titre d'exemple, j'ai donné dans le tableau ci-contre le schéma de deux croisements assez compliqués ; les combinaisons entre les gamètes, suivant les règles mendéliennes, permettent de prévoir : 1° la couleur des produits de la 2me génération ; 2° le nombre relatif des différentes variétés obtenues ; 3° la constitution intime et par suite la valeur héréditaire des hétérozygotes et homozygotes de 2me génération.

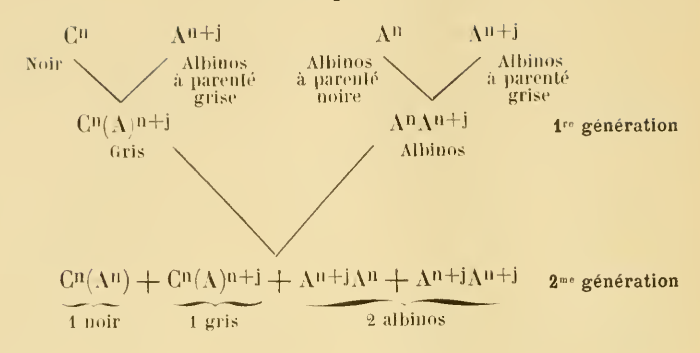
Ier Exemple



EXPLICATION DES LETTRES

C = chromogène.
A = absence de chromogène ou albinos.
n = diastase pour le pigment noirâtre.
j = diastase pour le pigment jaune.
Dans la formule des zygotes, le caractère récessif est placé entre parenthèses.

IIme Exemple



EXPLICATION DES LETTRES

C = chromogène.
A = absence de chromogène ou albinos.
n = diastase pour le pigment noirâtre.
j = diastase pour le pigment jaune.
Dans la formule des zygotes, le caractère récessif est placé entre parenthèses.

Index Bibliographique

1902. Bateson. Mendel's principles of heredity. (*Cambridge*).

1903. Castle. Mendel's law of heredity. (*Proc. American Acad. of Arts and Sciences*, vol. 38, p. 535).

1902. Coutagne. Recherches expérimentales sur l'hérédité chez les vers à soie. (*Bull. scient. France et Belgique*, t. 37).

1885. Crampe. Die Gesetze der Vererbung der Farbe. I. Die Eigenschaften der Spezies und der Varietäten. (*Landwirth. Jahrbücher*, Bd 14, p. 379).

1885. —— II. Die Veränderung der Varietäten bei Fortpflanzung in Farben-Inzucht. (*même recueil*, p. 539).

1902. Cuénot. La loi de Mendel et l'hérédité de la pigmentation chez les Souris. (*Arch. Zool. exp.* [3], t. 10, Notes et Revue, p. XXVII).

1902. Darbishire. Note on the results of crossing Japanese waltzing Mice with European Albino Races. (*Biometrika*, vol. 2, p. 101).

1903. Farabee. Notes on Negro albinism. (*Science*, vol. 17, p. 75).

1901. Fürth (von) et H. Schneider. Uber tierische Tyrosinasen und ihre Beziehungen zur Pigmentbildung. (*Beiträge zur chem. Physiol. und Pathol*, Bd 1, p. 229).

1902. Gessard. Tyrosinase animale. (*C. R. Soc. Biologie*, t. 54, p. 1304).

1898. Guaita (von). Versuche mit Kreuzungen von verschiedenen Rassen der Hausmaus. (*Berichte der naturforsch. Gesells. zu Freiburg*, Bd 10, p. 317).
1900. —— Zweite Mittheilung über Versuche mit Kreuzungen von verschiedenen Hausmausrassen. (*même recueil*, Bd 11, p. 131).
1895. Haacke. Ueber Wesen, Ursachen und Vererbung von Albinismus und Scheckung und über deren Bedeutung für vererbungstheoretische und entwicklungsmechanische Fragen. (*Biol. Centralblatt*, Bd 15, p. 45).
1897. —— Grundriss der Entwickelungsmechanik. (*Leipzig*).
1902. Raspail. Note sur une race de Lapins albinos issue du croisement d'une femelle de Lapin russe et d'un mâle garenne (Lepus cuniculus). (*Bull. Soc. Acclimatation*, 49me année, p. 170).
1897. Rörig. Ueber Haltung und Fortpflanzung von Rehen in zoologischen Garten und Kreuzung abnorm gefärbter Rehe im Francfurter Garten. (*Zool. Garten*, t. 38, p. 171).
1902. Vries (de). Die Mutationstheorie, Bd II. Die Bastardirung. (*Leipzig*).
1903. —— La loi de Mendel et les caractères constants des hybrides. (*Comptes-rendus Acad. Sc. Paris*, t. 136, p. 321).

REVUES CRITIQUES

XI

QUESTIONS RELATIVES AUX CELLULES MUSCULAIRES

par A. Prenant
Professeur à l'Université de Nancy

I. — Les Myoblastes en général

1° *Schémas de la différenciation de la substance musculaire et de la formation d'une fibre musculaire*

A. Différenciation de la substance musculaire. Fibrilles musculaires.

La contractilité est une propriété générale du protoplasme. En acceptant la conception de la structure protoplasmique qui est le plus communément adoptée, celle d'une structure réticulaire ou mieux alvéolaire, et en admettant, avec la généralité des auteurs, que c'est la partie figurée, le spongioplasme ou réticulum, qui est contractile, voici comment on peut se figurer ce qui arrivera du fait de la contraction répétée du corps protoplasmique. Les trabécules du spongioplasme s'é-

paissiront dans la direction de l'effort accompli, suivant le sens de la contraction, parce que s'épaissit, se fortifie, toute partie qui fonctionne. L'usage, la contraction, l'exercice habituel de la contractilité, ont modifié ces travées, les épaississant et même les transformant physiquement et chimiquement. La fonction a fait l'organe élémentaire ; une simple trabécule du réticulum contractile est devenue une *fibrille musculaire*, une *myofibrille*, organe de la contractilité musculaire de la cellule. Les fibrilles musculaires ont pu se rendre jusqu'à un certain point indépendantes du reste de la charpente cellulaire ; car, tandis que, par les contractions réitérées de cette charpente dans un même sens, longitudinal par exemple, les travées longitudinales s'édifiaient en fibrilles, les travées transversales qui reliaient les précédentes en un réseau, se comportant passivement dans le phénomène de contraction, s'atrophiaient faute d'usage ou du moins n' prouvaient aucun épaississement. De là l'isolement des fibrilles musculaires sous forme de baguettes formées d'une substance chimiquement spéciale et optiquement différenciée. Plongées dans le protoplasme cellulaire, elles semblent en être un produit, alors que, d'après ce qui précède, elles en seraient plutôt un dérivé.

C'est ainsi qu'on peut se représenter, très grossièrement et très schématiquement, le mécanisme qui produit la différenciation de fibrilles dans le cytoplasme des éléments musculaires. Ce schéma, qui a été grossièrement tracé pour être rendu plus saisissant, contient cependant, ce semble, la partie essentielle de la vérité, et il a pour lui plusieurs arguments.

En premier lieu, quand on pénètre au fond de la structure intime de la substance musculaire, et que, connaissant tous les détails de cette structure, on cherche à les expliquer, on ne voit pas d'autre interprétation acceptable que celle qui consiste à considérer les fibrilles comme des portions différenciées de la charpente cytoplasmique (Heidenhain 1899).

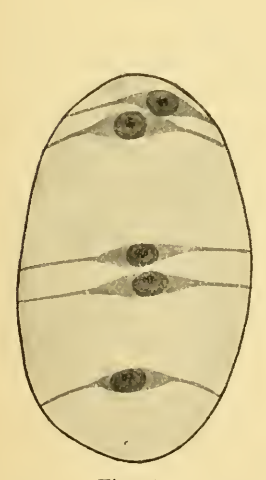
De plus, les recherches histogéniques de Mac Callum (1897-1898), Bardeen (1900), Heidenhain (1899 *a*), Godlewski (1901), donnent beaucoup de vraisemblance au schéma qui précède et permettent de le préciser sur plusieurs points. Comme on le verra plus loin, elles conduisent à considérer les fibrilles comme des différenciations kinoplasmiques de la cellule, nées elles-mêmes de la sécrétion de grains ou mitochondres.

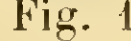
Enfin, non seulement l'étude de la genèse des muscles, mais encore la comparaison avec les phénomènes mécanogénétiques qui se passent dans d'autres tissus justifie le schéma qui précède. On voit en effet que les fibres du tissu conjonctif (dans le domaine microscopique), les travées de l'os spongieux (dans le domaine macroscopique) se différencient et s'ordonnent dans la direction des tractions et des pressions qui s'exercent sur ces tissus, et l'on ne voit pas pourquoi il en serait autrement dans un élément cellulaire en voie de transformation fonctionnelle dans le sens musculaire (Heidenhain 1899).

Les fibrilles musculaires sont donc des éléments différenciés dans la cellule et devenues jusqu'à un certain point indépendants du cytoplasme. La notion importante de la structure fibrillaire des éléments musculaires qui remonte à Schwann (1839), est due principalement à Henle (1841, 1861, 1864), Koelliker (1850), Rouget (1863), Rollet (1857, 1885), Hensen (1868), W. Krause (1869), Wagener (1863, 1874), Merkel (1872), C. Sachs (1872), Engelmann (1881), Retzius (1881), et elle a été développée surtout dans ces derniers temps par Apathy (1892-1894). Sortant du cadre des éléments qualifiés de musculaires, au sens étroit de la nomenclature histologique, Engelmann (1881) et Ballowitz (1889, 1890) entre autres ont attiré l'attention sur ce fait que l'existence de fibrilles, la structure fibrillaire, caractérise non seulement les éléments musculaires, mais encore tous ceux qui sont doués d'une contractilité éminente.

B. Transformation des cellules musculaires. Fibres musculaires

Ayant vu quelles sont, au point de vue structural, les transformations imposées à une cellule qui doit devenir musculaire, les conditions qui lui sont faites au point de vue de sa forme ne méritent pas un long examen. Que la cellule ne soit plus isolée, mais qu'elle fasse partie d'un organisme pluricellulaire, elle ne se contractera plus pour soi seule, mais pour la colonie tout entière ; la propriété générale, la contractilité, sera devenue une fonction, la muscularité, non pas tant parce qu'elle est plus





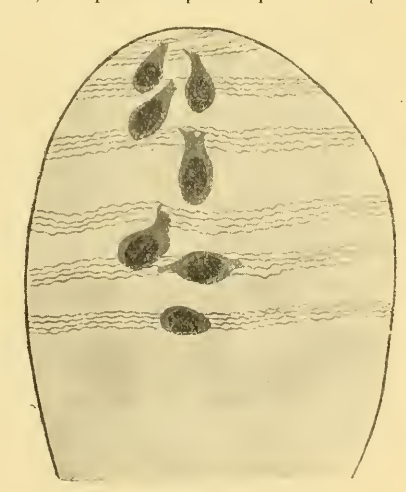


Fig. 1 Fig. 2

Fig. 1. — *Transformation des cellules en fibres musculaires.* — Stade très jeune du développement d'une Cercaire. Quelques cellules se sont allongées et sont devenues des fibres musculaires (muscles annulaires). D'après Bettendorf (1897). Bleu de méthylène. × 450.

Fig. 2. — *Différenciation fibrillaire des cellules musculaires.* — Stade de développement d'une Cercaire plus avancé que le précédent. Les fibres musculaires se sont divisés chacune en 3-4 fibrilles. D'après Bettendorf (1897). Bleu de méthylène. × 450.

parfaitement exercée que parce qu'elle l'est socialement. La fonction de telles cellules musculaires est de rapprocher des points de l'organisme éloignés l'un de l'autre, de resserrer une cavité du corps. De là la nécessité pour la cellule de s'allonger, même de se ramifier au loin. C'est là, bien entendu, une nécessité non pas d'ordre téléologique, mais purement mécanique, que la cellule subit de par la place qu'elle occupe dans le corps animal. De même que la transformation structurale en fibrilles musculaires, le changement de forme, l'allongement de la cellule musculaire n'est pas seulement un postulat théorique ; il a été vérifié par l'observation. Bettendorf (1897), en étudiant le développement des muscles chez les Cercaires, a vu comment certaines cellules du corps deviennent en s'allongeant des éléments musculaires en forme de fibres (fig. 1), puis comment dans ces cellules ainsi transformées se différencient des fibrilles (fig. 2).

Voilà comment, au double point de vue de la structure et de la forme, les choses doivent certainement se passer, et voilà le déterminisme des conditions qui président à l'apparition des éléments musculaires. Dans la genèse de ces éléments deux faits sont essentiels : la formation de *fibrilles musculaires*, la transformation en *fibres musculaires*.

2° *Développement ontogénique des cellules musculaires. Caractères généraux des myoblastes.*

Si la fibrille musculaire peut-être considérée comme l'unité fonctionnelle du muscle, la cellule musculaire en est l'élément morphologique. C'est ce qu'établit l'histogénèse du muscle, telle qu'on la comprend classiquement.

Un muscle en développement se compose toujours, au début tout au moins, de plusieurs individus cellulaires, les *myoblastes*, dont chacun formera des fibrilles musculaires en grand nombre [1]. Dans le cours de l'évolution du myoblaste, il se produit dans cet élément des fibrilles en nombre plus ou moins grand, tandis que la partie trophique, formée du protoplasme et du noyau, se réduit de plus en plus, proportionnellement à la partie fonctionnelle, représentée par les fibrilles musculaires, qui devient au contraire toujours plus importante. Tel est le caractère essentiel de la différenciation du myoblaste en cellule musculaire, dans la description classique.

Le processus histogénique doit-être examiné de plus près sur plusieurs points où la donnée classique souffre quelques modifications.

A. Mode de production et valeur morphologique des fibrilles

Le premier point concerne le mode de production des fibrilles et par

[1] On a bien entendu complètement oublié l'opinion qui fait naitre chaque fibrille dans une cellule distincte (Margo 1859, Künckel d'Herculais 1872, Calberla 1875). Mingazzini (1888), puis Marchesini et Ferrari (1896), ont récemment restauré cette opinion (sans grand succès, ce semble), en admettant que la fibre musculaire striée des Vertébrés provient de la fusion de plusieurs cellules, précisant même (Marchesini et Ferrari) comment chaque cellule formative ou « sarcoblaste » fournit l'un des fascicules de fibrilles qui composent la fibre musculaire totale.

suite la valeur morphologique qu'il convient de leur assigner. On peut se faire des idées très différentes sur le mode de formation des fibrilles aux dépens du myoblaste.

L'un consiste à considérer les fibrilles musculaires comme des sortes de dépôts protoplasmiques, propre aux myoblastes. Pour Frédéricq (1875), la fibrille musculaire est déposée à la surface du myoblaste, dont elle est une sorte de sécrétion à peu près comme on l'a admis aussi pour la fibre conjonctive. Ranvier (1880) regarde la fibrille musculaire comme le produit d'une élaboration et non d'une tranformation du protoplasme du myoblaste ; car si elle provenait, dit-il, du protoplasme transformé, la substance des fibrilles musculaires contiendrait, chez le Têtard, des plaquettes vitellines, ce qui n'est pas.

Selon Kupffer (1896), les fibrilles musculaires sont des produits paraplastiques, des paraplastes spéciaux ou « dynamoplastes », c'est-à-dire des formations de dignité morphologique tout à fait inférieure au protoplasme proprement dit. Apathy à son tour, dans ses nombreux écrits (1892, 1893, 1894, 1902), a considéré les myofibrilles comme des « produits cellulaires spécifiques » qu'il faudrait cependant bien se garder de croire inertes et privés de vie ; car elles peuvent s'accroître, se multiplier par division et possèdent en somme tous les attributs des parties vivantes.

On a généralement admis, conformément à Koelliker et à Wagener (1869), que les fibrilles musculaires sont le produit de la différenciation même du protoplasme, de la substance de l'énergide, c'est-à-dire des organes alloplasmatiques de la cellule, incapables de se multiplier par division.

On peut enfin se demander s'il n'y a pas lieu d'élever les fibrilles musculaires plus haut encore en dignité morphologique, de les rendre hiérarchiquement supérieures aux organes alloplasmatiques et cela pour deux raisons. D'abord elles possèdent réellement en plus que ces derniers la faculté non seulement d'assimiler et de s'accroître, mais encore de se multiplier par division, ainsi que l'ont constaté Apathy lui même (1889, 1892, 1892 *a*, 1893,) puis Heidenhain (1901), Godlewski (1901, 1902), Marceau (1901, 1902) et d'autres [1].

En second lieu et surtout, les faits histogéniques, encore peu abondants, dont on dispose, sont plutôt favorables que contraires à l'interprétation qui voit dans les myofibrilles des formations différenciées du cytoplasme, interprétation selon laquelle a été construit le schéma donné plus haut. Les faits de Mac Callum (1897-1898) parlent exactement dans le sens de ce schéma ; car l'auteur trouve, dans les myoblastes qui forment la musculature du cœur, un réseau de filaments, qui, d'abord irrégulier, se régularise ensuite et dont les travées longitudinales deviennent les fibrilles musculaires (fig. 3). Si l'on examine chez des embryons très jeunes le développement des muscles striés, on constate aisé-

[1] A ne considérer que ce seul argument, la question risquerait de ne pas être tranchée et de dégénérer en une question de mots, comme on peut s'en faire une idée par la récente controverse qui s'est élevée à ce sujet entre Apathy (1902) et Heidenhain (1902 *a*).

ment dans l'intérieur des myoblastes la présence de filaments, composés

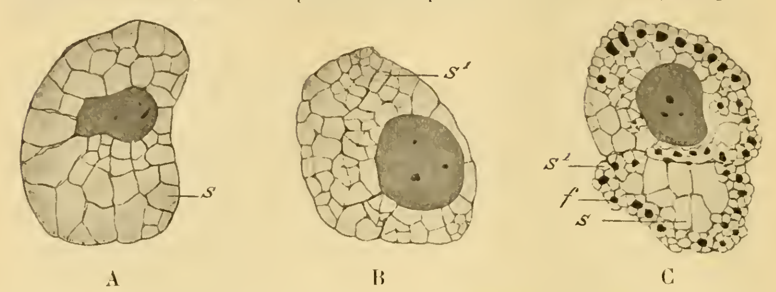


Fig. 3. — *Développement des fibrilles dans les myoblastes du cœur.* — Coupes des myoblastes perpendiculaires à leur grand axe. Au stade *A*, le sarcoplasme forme de larges mailles polygonales (« large sarcoplasmic discs ») *s*. Au stade *B*, ces mailles se sont partagées par des cloisons en mailles plus petites (« small sarcoplasmic discs ») *s*¹. Au stade *C*, les fibrilles musculaires *f* apparaissent (en coupe transversale) à l'intersection des travées sarcoplasmiques. D'après Mac Callum (**1897**). Embryons de Porc : A, de 10mm, B et C de 20mm. Méthode de Kolossow (acide osmique, réduction par ac. pyrogallique et tannique).

d'articles alternativememt colorables et incolores, qui ne sont autres que les fibrilles musculaires primitives (fig. 4). Ces fibrilles sont d'abord peu

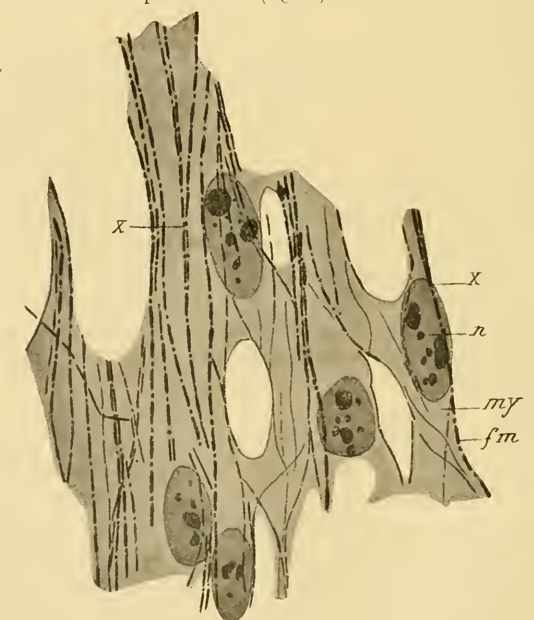


Fig. 4

Fig. 4. — *Coupe de la paroi du cœur d'un embryon de Canard âgé de 3 jours.* — *my*, myoblastes unis en un symplaste largement réticulé. *n*, leurs noyaux. *fm*, fibrilles musculaires s'étendant sans discontinuité dans le symplaste musculaire. *x*, *x*, points où une fibrille se clive en deux fibrilles divergentes. D'après Heidenhain (**1899** *a*). Sublimé, hématox. ferrique. × 2500.

nombreuses au nombre de 3-4 seulement d'après GODLEWSKI (**1901**); leur nombre s'accroît ultérieurement. Cet état, constaté par BARDEEN, HEIDENHAIN (**1899**), GODLEWSKI (**1901**, **1902**), ne représente pas la première apparition des fibrilles, comme surtout l'ont montré les recherches de GODLEWSKI.



Fig. 5.

FIG. 5. — *Différenciation des fibrilles musculaires dans les myoblastes du cœur.* — *A*. Cellules cardiaques unies par de fins prolongements et ne présentant aucune différenciation (embryon de Mouton de 13 mm.) — *B*. Cellules cardiaques en voie de soudure plus large, avec fibrilles continues et non spécifiquement colorables (même embryon). — *C*. Cellules largement fusionnées; fibrilles colorables et granuleuses, formées de grains colorés en noir plongés dans un filament rose (embryon de Lapin de 8 mm. 5). — *D*. Cellules complètement fusionnées, fibrilles segmentées en articles alternativement colorés et incolores (embryon de Lapin de 10 mm). D'après GODLEWSKI (**1901**). Liquide de Carnoy-van Gehuchten; Hémat. ferrique, Eosine.

Cet auteur en effet a pu remonter plus haut que ses devanciers dans la genèse des fibrilles musculaires. Il a vu que celles-ci, avant de paraître sous l'aspect de fibrilles striées déjà parfaitement reconnaissables, se montrent sous la forme de filaments granuleux et moniliformes, mais non distinctement décomposables en articles. Les filaments granuleux sont eux-mêmes précédés par des grains qui se sont sériés pour les produire (fig. 5) ou bien par des filaments continus et colorables dérivés à leur tour de filaments non colorables. (fig. 6). La présence de granules colorables sériés est le premier indice de la différenciation du myoblaste et le plus sûr élément de distinction parmi les cellules mésenchymateuses qui l'entourent (Bardeen, Godlewski).



Fig. 6

Fig. 6. *Différenciation des fibrilles musculaires dans les myoblastes du diaphragme.* — *A.* Granules plasmatiques en train de se sérier (embryon de Mouton de 13 mm. Liq. de Carnoy-van Gehuchten; Hémat. ferrique, éosine). — *B.* Fibrilles primitives colorables et continues (embryon de Cobaye de 10 mm). Subl. acétique, hémat. ferrique, éosine). — *C.* Fibrilles segmentées (embryon de Lapin de 8, 5 mm). Liq. de Carnoy-van Gehuchten. Hémat. ferrique, éosine). D'après Godlewski (**1901**).

(*A suivre*).

Paru le 15 Avril 1903.

Les directeurs :

G. Pruvot et E.-G. Racovitza.

Le gérant : Charles Schleicher.

Eug. MORIEU, Imp.-Grav., 140, Boul. Raspail. Paris (6e) — Téléphone : 704-75

ARCHIVES

DE

ZOOLOGIE EXPÉRIMENTALE ET GÉNÉRALE

FONDÉES PAR

H. DE LACAZE-DUTHIERS

PUBLIÉES SOUS LA DIRECTION DE

G. PRUVOT
Chargé de Cours à la Sorbonne
Directeur du Laboratoire Arago

ET

E. G. RACOVITZA
Docteur ès sciences
Sous-Directeur du Laboratoire Arago

4e SÉRIE, T. I. NOTES ET REVUE 1903. N° 4

XII

SUR L'EXISTENCE D'UNE DOUBLE SPERMATOGÉNÈSE CHEZ LES PAPILLONS

par D.-N. VOINOV
Professeur à la Faculté des Sciences de Bucarest

J'ai trouvé chez plusieurs espèces de Papillons appartenant aux genres *Colias*, *Papilio*, *Macroglossa* et *Vanessa*, une double spermatogénèse qui donne deux variétés de spermatozoïdes, différents surtout par leur grandeur.

Le même type de spermatogonies se trouve à la base des deux lignées spermatiques. C'est seulement à partir des spermatocytes de premier ordre que commence la différence dans l'évolution séminale. Mes observations, à ce point de vue, concordent complètement avec celles de MEVES (**1900, 1901, 1902**) chez *Paludina* et *Pygaera*, et celles de P. BOUIN (**1903**) chez *Scolopendra*.

On trouve, en effet, quelques cystes formés seulement par de petits spermatocytes. qui ont très peu augmenté de volume après le

stade de synapsis ; ce stade se rencontre chez les Papillons au commencement de la phase spermatocytique, comme dans la spermatogénèse des autres Animaux. Dans d'autres cystes, au contraire, les cellules grossissent davantage et représentent la génération des grands spermatocytes. Ces deux générations de spermatocytes ne diffèrent pas par leur structure cytoplasmique et nucléaire, mais seulement par leur grandeur. Les éléments de la grande génération peuvent avoir, chez quelques espèces de Papillons, un diamètre deux fois plus grand que celui des spermatocytes de la petite génération et même plus, et cette diférence de grandeur se constate aussi bien pour le noyau que pour le corps cellulaire.

Les deux espèces de spermatocytes passent également par la période de maturation et donnent naissance à des générations de spermatides et de spermatozoïdes qui ne se distinguent aussi que par leurs dimensions. La génération des petits spermatocytes formera les petits spermatides et les petits spermatozoïdes, et les grands spermatocytes donneront naissance aux grandes spermatides et aux grands spermatozoïdes.

La seule différence que j'ai pu constater, d'une façon constante, chez tous les Papillons étudiés, se manifeste dans les mitoses de maturation.

Les spermatocytes qui appartiennent aux grandes générations ont des mitoses régulières, à phases typiques et distinctes, avec une plaque équatoriale régulière, dans laquelle les chromosomes, étant isolés, peuvent être comptés, malgré leur petite dimension. Au contraire, dans les spermatocytes de la petite génération le fuseau de division est plus simplement constitué, et la mitose est, en quelque sorte, irrégulière. Dans la plaque équatoriale les chromosomes sont fusionnés en deux ou trois masses de forme irrégulière, de sorte qu'on ne peut les compter ; il est possible que de cette disposition il résulte un partage inégal entre les deux pôles.

Cette double évolution donne naissance à des faisceaux de spermatozoïdes, dont les uns contiennent des petits spermatozoïdes, et d'autres des grands spermatozoïdes.

La petite spermatide, dans la phase de transformation, a la même constitution que la grande spermatide, seulement toutes les parties sont plus petites : le noyau, le bâtonnet centrosomique, le nebenkern et tout le corps cellulaire. La faible dimension du noyau indique qu'il y a moins de chromatine dans la tête des spermatozoïdes de la

petite génération, dont l'histogénèse d'ailleurs est en tout pareille à l'histogénèse des grands spermatozoïdes.

Cette spermatogénèse double, doit être considérée comme étant l'expression d'un phénomène normal, car je l'ai rencontrée, avec les mêmes caractères, dans quatre genres différents de Papillons. Les deux sortes de spermatocytes existent dans toutes les loges testiculaires, disposés sans ordre, les uns a côté des autres; leur nombre semble être a peu près le même. On n'observe aucun phénomène de dégénérescence dans l'évolution des deux variétés. L'histogénèse de tous les spermatozoïdes est identique et, une fois formés, ils poursuivent leur maturation dans des cystes séparés.

Dans tous les phénomènes de spermatogénèse anormale qui ont été décrits chez les Invertébrés (la Valette St-George 1887, Henking 1891, Wilcox 1895, Paulmier 1899) et chez les Vertébrés (la Valette St-George 1886, Maximov 1900, Bromann 1900, 1902, Regaud 1900 etc.), les choses se passent tout autrement. Les éléments séminaux géants montrent dans leur évolution et dans leur structure les signes évidents des formations tératologiques.

Les faits qui précèdent, prouvent donc l'existence d'une double spermatogénèse chez les Papillons; je suis porté à croire qu'elle existe chez la plupart des Animaux.

On peut l'interprêter de trois façons différentes :

1° On peut supposer que l'une des variétés de spermatozoïdes, la petite probablemnt, ne remplit aucun rôle dans la reproduction de l'espèce; elle représenterait un acheminement vers les formes atypiques, oligopyrènes et apyrènes de Meves (1902).

Si cette manière de voire est exacte, la moitié des produits séminaux serait incapable de jouer un rôle sexuel, a cause de son évolution incomplète. Il me semble que cette hypothèse est peu probable, surtout chez des Animaux à testicule relativement petit, comme les Papillons.

2° Les deux formes de spermatozoïdes, malgré leur évolution et leur grandeur différente, peuvent être considérées comme équivalentes au point de vue de leur rôle physiologique.

Si cette conception correspond à la réalité, la loi de l'évolution des éléments sexuels, admise actuellement, perdrait de sa rigueur, tous les stades de différenciation qu'on admet n'étant pas absolument nécessaire pour qu'une spermatogonie donne naissance à un spermatozoïde. En effet, les cellules mères des petits spermatozoïdes

n'ont pas passé par la période d'accroissement, et ces cellules ont subi des mitoses autres que celles de la lignée des grands spermatozoïdes.

3° On peut attribuer, enfin, à cette dualité des spermatozoïdes un rôle dans la détermination du sexe ; les œufs fécondés par l'une des variétés donneraient des mâles et ceux fécondés par l'autre variété produiraient des femelles.

Cette hypothèse est contraire à la théorie qui attribue à l'œuf seul la détermination du sexe.

REVUES CRITIQUES

XIII

QUESTIONS RELATIVES AUX CELLULES MUSCULAIRES

par A. Prenant
Professeur à l'Université de Nancy

I. — Les Myoblastes en général.

(*Suite* [1])

On peut chercher, s'appuyant sur ces données histogéniques, à préciser davantage la provenance et la signification des myofibrilles. H. Martin, (1882), Van Beneden (1883), Heidenhain (1892) ont décrit dans plusieurs sortes d'éléments, dans les leucocytes, par exemple, la striation transversale des filaments protoplasmatiques, qui présentent alternativement des microsomes plus épais et plus colorables et des articles plus minces et clairs. Ils ont comparé cette structure à celle des fibrilles musculaires striées en travers, où l'opposition est seulement beaucoup plus marquée entre les parties alternantes. Heidenhain (1899, 1901, 1902) a développé davantage et précisé le rapprochement ; il a montré, notamment dans son dernier article (1902), comment la tension maxima dans deux sens perpendiculaires, l'un longitudinal, l'autre transversal, produit dans les fibrilles musculaires des parties alternativement différentes et dont l'alternance se reproduit avec une régularité mathématique : les unes orientées longitudinalement sont les bâtonnets de la substance musculaire même ; les autres dirigées transversalement sont les membranes (ou articles) transversales (z et m de la nomenclature histologique). Il a prononcé même le nom de « métamérie protoplasmatique », pour rappeler que cette disposition régulièrement segmentaire de la subtance fibrillaire

[1] Voir Notes et Revue 1903, n° 3, p. vli.

musculaire n'est qu'un cas particulier, et particulièrement net et régulier, de celle du protoplasma.

D'ailleurs ceux qui veulent établir une correspondance entre les fibrilles musculaires et le cytoplasme des cellules ordinaires devront se rappeler que ce cytoplasme est loin d'être univoque, qu'il existe, dans la plupart des cellules, des filaments particuliers, où la contractilité se trouve exaltée (parce qu'ils sont préposés, on l'admet, aux mouvements de la cellule) et qui pour cette raison ont mérité le nom de kinoplasme. Au lieu d'emprunter donc au cytoplasme ordinaire la matière des fibrilles musculaires, on peut les considérer comme des dérivés du kinoplasme, qui déjà est spécialement contractile, et admettre que dans les cellules musculaires le kinoplasme prend, à mesure de la différenciation de ces cellules, la forme de plus en plus parfaite de fibrilles musculaires. La ressemblance des filaments kinoplasmiques avec les fibrilles musculaires est assez grande ; outre les analogies de coloration, plusieurs auteurs, notamment Eisen (**1900**), ont indiqué que les filaments kinoplasmiques de la figure de division étaient segmentés tout comme les fibrilles musculaires en articles distincts. L'analogie des fibrilles kinoplasmiques et des fibrilles musculaires fait naître l'idée que celles-ci pourraient bien n'être qu'une forme du kinoplasme et représenter dans la cellule musculaire le kinoplasma spécialisé et propre à cette espèce cellulaire (Prenant **1899**). D'ailleurs, si les auteurs qui ont assisté à la genèse première de fibrilles musculaires ne montrent, dans le myoblaste, rien du cytoplasme, ni du kinoplasme, les grains dont ils font dériver les fibrilles sont des sortes de « mitochondria » (Benda), c'est-à-dire proviennent des grains formateurs de filaments différenciés, tels que sont ceux du kinoplasme. Les fibrilles musculaires, provenant de formations semblables à celles dont dérive le kinoplasme, équivalent donc à ce dernier.

B. Accroissement numérique des fibrilles. Myoblastes incomplets et complets.

Quelle que soit l'essence même du mode de production et la signification morphologique des fibrilles, celles-ci, une fois formées dans le myoblaste, y augmentent incessamment de nombre, si bien qu'elles peuvent finir par remplir complètement la cellule.

Il y a deux façons de se représenter cette production fibrillaire continue.

Ou bien l'on dira que les fibrilles continuent à se former aux dépens du cytoplasme, de la même façon que c'était le cas pour les premières fibrilles apparues, si bien qu'au bout d'un certain temps le cytoplasme a été complètement employé à leur formation.

On admet plus généralement qu'il ne se produit d'abord qu'un petit nombre de fibrilles (3-4 d'après Godlewski, fig. 5), lesquelles fibrilles primitives subissent ensuite une division longitudinale par fissuration et donnent lieu à des fibrilles secondaires, qui en se divisant à leur tour augmentent

de plus en plus le nombre des fibrilles musculaires (Heidenhain, 1899-1901, Godlewski, 1901-1902). Cette multiplication des fibrilles musculaires par division longitudinale est défavorable à leur interprétation comme organes alloplasmatiques ; car un des éléments de la définition de ces organes est précisément leur incapacité de division. Plusieurs faits plaident en faveur de cette explication. C'est d'abord l'inégalité de calibre des fibrilles, indiquant nettement qu'il se fait des fissurations longitudinales et que les plus petites fibrilles résultent de la division des plus grosses. Ce sont en second lieu les rapports que les fibrilles juxtaposées offrent entre elles, rapports qui permettent souvent de reconnaître la direction des plans de clivage successifs qui les ont formées. Enfin la présence de fibrilles bifurquées, dont les branches de bifurcation sont moitié moins épaisses que la fibrille-mère, est encore un argument à faire valoir (Heidenhain 1899 *a*, Marceau 1901-1902).

Les myoblastes peuvent se comporter de deux façons différentes dans la formation des fibrilles. En effet, ou bien la différenciation n'est que partielle : localisée à une partie de la cellule, elle respecte les autres parties, qui peuvent demeurer chargées, même après formation des fibrilles musculaires, des fonctions qu'elles rempliraient si cette formation n'avait pas eu lieu. Dans ce cas, qu'on peut regarder comme primitif, il y a dans une même cellule cumul de plusieurs fonctions, parmi lesquelles la fonction musculaire (Cœlentérés). On peut qualifier ces éléments de « myoblastes incomplets », puisque la différenciation musculaire laisse intacte une partie du corps cellulaire et de la fonction de la cellule. Ou bien la différenciation est intégrale ; elle envahit le myoblaste tout entier, absorbe toute son activité. Dans ce cas, qui est secondaire et perfectionné, et que réalisent les Métazoaires supérieurs, la cellule naît myoblaste et meurt cellule musculaire, sans s'être jamais depuis son irrévocable différenciation détournée un seul instant de son unique fonction, la fonction musculaire. On pourrait donner le nom de « myoblastes complets » à ces éléments qui deviennent totalement musculaires.

C. Nature cellulaire ou symplastique des myoblastes.

On peut encore examiner un autre point de vue dans la question de la différenciation fibrillaire : se demander si dans cette différenciation les myoblastes se comportent chacun d'une façon indépendante, produisent chacun des fibrilles qui lui sont propres, ou si la formation fibrillaire, dans certains cas au moins, ne respecte pas les limites des cellules et si les fibrilles s'étendent sans discontinuité à travers plusieurs territoires cellulaires. Dans le cas du cœur, dont les éléments musculaires passent par un état où leurs limites ont disparu et où les cellules sont fusionnées en un symplaste, les fibrilles s'étendent au loin et la formation fibrillaire ne s'enferme pas dans des limites cellulaires (Heidenhain 1899-1901, Godlewski 1901-1902, Marceau 1901-1902) (fig. 6). On peut se demander s'il n'en est pas de même pour tous les muscles, même pour les muscles striés volontaires, et si, au moment de la différenciation fibrillaire, la

constitution symplastique du tissu myoblastique n'a pas succédé à l'état cellulaire ; c'est ce qu'autrefois ont soutenu Wagener (1869-1872) et Frédéricq (1875). Les figures qu'a données Maurer (1894) pour le développement des muscles du tronc chez les Vertébrés supérieurs montrent tout au moins que les limites cellulaires sont indistinctes dans la partie de l'épithélium myoblastique du myotome où les myofibrilles se différencient, et que les futures fibres musculaires sont découpées dans une sorte de masse syncytiale ; ces figures n'ont d'ailleurs pas une précision cytologique suffisante, pour pouvoir servir à trancher la question. Les recherches de Bardeen (1900) aboutissent à ce résultat contraire que les fibres musculaires de la paroi du corps proviennent de myoblastes distincts, qui dérivent chacun d'une cellule épithéliale du myotome.

D Myoblastes épithéliaux et mésenchymateux.

Si l'on interroge enfin l'origine des myoblastes, et par suite des cellules musculaires, on peut, comme on sait, en distinguer deux catégories, les uns étant de provenance épithéliale, les autres de nature mésenchymateuse. Cette distinction embryologique a été posée pour la première fois par O. et R. Hertwig (1881-1882). Ils ont établi que, dans tels groupes de la série animale (les Cœlentérés, les Chétognathes, les Vertébrés par ex.), les muscles sont formés par l'épithélium, dont ils dépendent et dont ils se séparent dans la suite du développement, au lieu que dans d'autres groupes (les Platodes, les Mollusques) les fibres musculaires dérivent de cellules mésenchymateuses. Dans une même espèce (de Mammifère par ex.), la distinction se retrouve ; certains muscles sont épithéliaux, tels que ceux du tronc ; on admet que d'autres, comme les muscles intestinaux, sont mésenchymateux. On n'a d'ailleurs pas de renseignements précis sur le mode de formation de ces derniers.

II. — Des Myoblastes en particulier.

1° Cellules épithélio-musculaires des Cœlentérés.

Ces éléments réalisent un premier type de myoblastes, un type de myoblaste incomplet [1]. On sait que le corps de la cellule est épithélial, tapissant soit la surface externe du corps (ectoderme) soit la surface interne du corps (entoderme), et que la cellule a différencié dans sa partie basale ou profonde des fibrilles musculaires, appliquées sur la lame de soutien qui sépare l'ectoderme de l'entoderme [2]. On sait aussi que ces cellules avaient été d'abord appelées « neuro-musculaires » par Kleinenberg (1872) qui leur faisait cumuler la fonction nerveuse et la

[1] Découvertes par Kleinenberg (1872), les cellules épithélio-musculaires ont été étudiées depuis par nombre d'auteurs : Fr. E. Schultze (1871, 1875), Grobben (1876), Kling (1878), O. et R. Hertwig (1878), O. Hertwig (1879), Hamann (1882), Jickeli (1882), C. Schneider (1890, 1902), Maas (1892), Schaeppi (1898).

[2] Voir des figures de ces cellules dans O. et R. Hertwig (1878) et dans Schneider (1890).

fonction musculaire, puis par Van Beneden (1874), qui crut pouvoir appuyer cette interprétation physiologique sur l'observation histologique et décrivit à l'élément neuro-musculaire trois parties : la cellule neuro-épithéliale, la fibre musculaire, et un filament d'union ou fibre nerveuse reliant les deux autres parties. Mais O. et R. Hertwig (1878) ont fait abandonner cette interprétation en montrant que les Méduses, qui sont pourvues de ces éléments, possèdent en même temps un système nerveux dont les fibres vont se mettre en rapport avec les fibrilles de ces prétendues cellules neuro-musculaires.

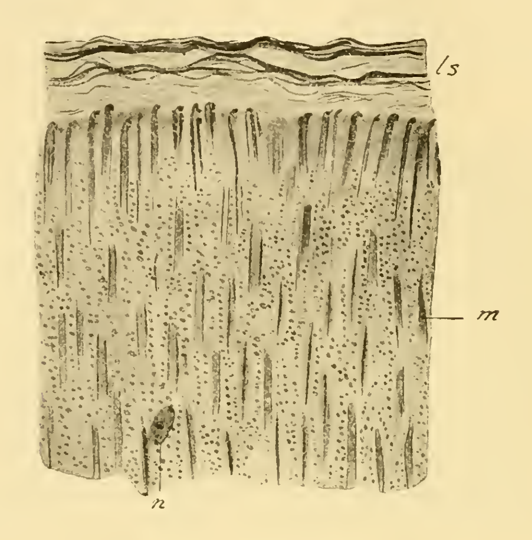


Fig. 7.

Fig. 7. — *Muscle vu de face dans la paroi du corps de* Tubularia indivisa *L.*, × 250. *ls*, lame de soutien ; *m*, fibrilles musculaires ; *n*, noyau. — Liquide de Flemming ; safranine, orange G.

Isolées, les cellules épithélio-musculaires sont des éléments de forme variable, selon la catégorie de cellules épithéliales qu'elles représentent ; car toutes les variétés des cellules ectodermiques (cellules recouvrantes, cellules cylindriques ordinaires, cellules glandulaires, cellules urticantes) peuvent être épithélio-musculaires. Sur les coupes totales de l'animal, les fibrilles musculaires se montrent accolées à la lame de soutien, sous la forme de baguettes réfringentes ou de points, selon qu'elles sont sectionnées en long ou en travers. En se juxtaposant parallèlement les unes aux autres, les fibrilles produites par toutes les cellules épithélio-musculaires de l'ectoderme et de l'entoderme forment respectivement à la face externe et à la face interne de la lame de soutien une lame musculaire plus ou moins continue (fig. 7). Il n'y a pas, croit-on géné-

ralement, de relation nécessaire entre le nombre des cellules et celui des fibrilles ; de même qu'une cellule peut former plusieurs fibrilles, une même fibrille peut être dépendante de plusieurs cellules ; et si l'on ajoute que les cellules présentent entre elles des anastomoses, il en résulte un ensemble épithélio-musculaire complexe et doué d'une grande cohésion (Schaeppi 1898). Il est probable cependant d'après Schneider (1902) que chez l'Hydre, il n'y a qu'une fibre par cellule. La fibre musculaire n'offre pas de structure fibrillaire, mais on doit la considérer cependant plutôt comme un faisceau élémentaire de fibrilles que comme une fibre simple (Schneider 1902). Le même auteur a beaucoup étudié les relations du cytoplasme ou « sarc » avec les fibres musculaires ; c'est là une question de détail qui ne peut être examinée ici. Quant à la striation des fibres musculaires, constatée par plusieurs auteurs chez divers Cœlentérés, il en sera question dans un article spécial consacré à l'étude des fibres striées chez les Invertébrés autres que les Arthropodes. Je veux seulement noter ici que, d'après une observation de Schaeppi, faite sur les cellules épithélio-musculaires de la sous-ombrelle des Siphonophores, le corps cellulaire se décompose en bandes claires et sombres, les premières se continuant avec la lame de soutien, les autres, biréfringentes, se prolongeant par les fibrilles contractiles, étant elles-mêmes sans doute contractiles et produisant le raccourcissement de la cellule.

Les cellules épithélio-musculaires ne conservent pas nécessairement une situation superficielle, mais peuvent devenir plus ou moins profondes. Aussi O. et R. Hertwig (1879-1880) ont-ils pu distinguer, notamment chez les Actinies, quatre formes de cellules musculaires, selon la situation qu'elles occupent : 1° des cellules épithélio-musculaires typiques, c'est-à-dire prenant part au revêtement du corps par leur partie épithéliale et développant à leur base une fibre musculaire ; 2° des cellules musculaires intraépithéliales ; 3° des cellules musculaires sous-épithéliales, qui sont situées au-dessous de l'épithélium superficiciel et dont la partie épithéliale s'est réduite à un amas protoplasmique nucléé peu considérable, appliqué sur le côté de la fibre musculaire ; 4° du tissu musculaire éloigné de la surface et enfoui dans la masse mésodermique. Ce dernier cas se produit, d'après O. Hertwig, parce que de la membrane épithéliale musculaire se détachent, après plissement de cette membrane, des faisceaux et des cordons de fibrilles musculaires qui constituent dans le tissu sous-jacent des formations isolées ayant une forme tubuleuse. Dans les muscles des cloisons mésentériques des Actiniaires, la partie épithéliale des cellules s'étant atrophiée, les fibrilles musculaires formées par elles s'accolent et se soudent, de façon à donner lieu à des complexes musculaires formés de plusieurs fibres agrégées. Il est vraisemblable en outre que les fibrilles musculaires formées par les cellules épithéliales peuvent se séparer des éléments qui les ont produites et devenir totalement indépendantes. C'est ainsi qu'il existe, dans la sous-ombrelle des Méduses et dans la cloche natatoire des Siphonophores, des fibres musculaires, décrites par Claus (1878), Korotneff (1884), C. Schneider

(1890-1892) sous forme de rubans minces et larges, reposant par leur bord sur la lame de soutien. Etant dépourvues de noyaux, elles ne peuvent représenter de véritables fibres, c'est-à-dire des cellules musculaires transformées, mais elles ont seulement la valeur de fibrilles, c'est-à-dire de formations cellulaires, qui se sont plus tard émancipées de leurs cellules formatrices (C. SCHNEIDER 1892).

La différenciation de myofibrilles dans la partie basale de cellules, qui pour le reste du corps cellulaire ont d'autres caractères et remplissent un autre rôle, est souvent donnée comme un exemple remarquable de différenciation polaire de la cellule. Selon SCHNEIDER (1892, 1902) cependant, il y a des cellules épithélio-musculaires, dont les fibrilles se différencient dans n'importe quelle direction et dans une région quelconque du corps cellulaire, qui peut alors être traversé en tous sens par ces fibrilles (*Apolemia uvaria, Forskalea contorta*).

2° *Myoblastes épithéliaux des Métazoaires supérieurs.*

Le cas de myoblastes complets, c'est-à-dire se transformant totalement en éléments musculaires, est réalisé par les cellules dont la musculature du corps dérive chez les Cordés et chez un certain nombre d'Invertébrés. Leur développement histologique a été tracé par BALFOUR (1885), C. RABL (1889), MAURER (1894), O. HERTWIG (1896), BARDEEN (1900), GODLEWSKI (1902), et il est connu aujourd'hui dans ses lignes principales. On sait que les éléments épithéliaux du myotome, destinés à fournir les muscles, différencient à cet effet dans leur partie profonde des fibrilles musculaires, tandis que leur portion superficielle continue à limiter la cavité cœlomique. La cellule épithéliale du myotome chez un embryon de Vertébré ressemble ainsi beaucoup, à ce stade, à la cellule épithélio-musculaire d'un Cœlentéré. Mais, plus tard, elle sera, à la différence de cette dernière, de plus en plus complètement envahie par la production fibrillaire et musculaire. Le développement, le perfectionnement des éléments musculaires chez les Métazoaires supérieurs est encore dû à un autre processus, dont O. et R. HERTWIG ont montré la généralité. Tandis que primitivement les fibres musculaires sont étalées en une lame, il se produit ensuite des plissements de cette lame, qui en augmentent l'étendue ; les plis, devenant de plus en plus profonds, finissent par séparer complètement de la membrane épithéliale myogène les faisceaux musculaires enfouis désormais dans les tissus sous-jacents (fig. 8). Ainsi [1] se constituent, par la combinaison variée de ces deux processus histogéniques (la différenciation et le plissement), les diverses formes d'éléments musculaires existant chez les Métazoaires supérieurs : les feuillets ou cases musculaires, les faisceaux musculaires primitifs ou fibres musculaires etc.

La transformation dernière du myoblaste en cellule musculaire

[1] On trouvera dans O. et R. HERTWIG (1880) et dans O. HERTWIG (1896) des détails sur ces processus de plissement et sur ses résultats.

définitive est trop connue pour qu'il soit nécessaire d'en rappeler les caractères dans cet article.

3° Cellules épithélio-musculaires des Métazoaires supérieurs.

Les cellules épithélio-musculaires des Cœlentérés et les myoblastes qui forment la musculature du corps chez les Invertébrés aussi bien que les Vertébrés ne sont pas les seuls éléments musculaires d'origine épithéliale. Il en est d'autres encore qui peuvent être comparés aux précédents, tant pour leur provenance que par leur situation. Les uns sont d'origine ectodermique, d'autres sont entodermiques, d'autres enfin mésodermiques. C'est moins d'ailleurs par leur origine blastodermique différente que par leur forme et leur situation qu'on peut distinguer ces cellules les unes des autres. Les unes en effet sont épithélio-musculaires à la manière des cellules homonymes des Cœlentérés; épithéliales par

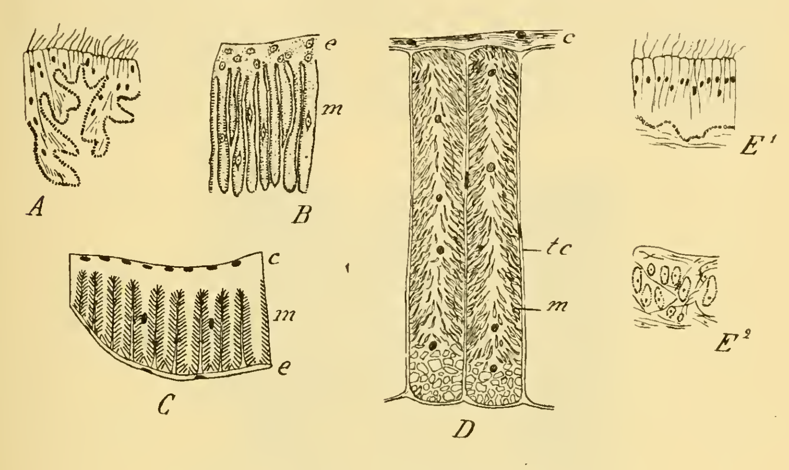


Fig. 8.

Fig. 8. — *Etats intermédiaires entre les dispositions musculaires des Cœlentérés et celles des autres Invertébrés et des Vertébrés*, d'après O. Hertwig (1880 et 1896).

A. — Plissement de l'épithélium musculaire de l'entoderme chez une Actinie.

B. — Plissement plus profond chez une Méduse. — *e*, couche épithéliale recouvrante. — *m*, couche musculaire plissée.

C. — Coupe transversale de la musculature d'un Sagitta. — *c*, couche épithéliale du cœlome. — *m*, couche musculaire plissée profondément comme les feuillets d'un livre.— *e*, épiderme.

D. — Coupe transversale de la musculature d'un Ver de terre. — *c*, couche épithéliale du cœlome.— *m*, cases musculaires avec fibrilles musculaires et noyaux, formées par la fermeture des plis d'une membrane musculaire. — *tc*, tissu conjonctif séparant les cases musculaires.

E. — Coupe de l'épithélium musculaire d'une Actinie. — E¹, Plissement faible et irrégulier. — E², Les plis se sont séparés, en formant des faisceaux de fibrilles qui se sont enfoncés dans la substance de soutien.

leur partie superficielle, elles sont musculaires par leur partie profonde ; elles ne sont pas seulement de provenance épithéliale, mais, comme les cellules épithélio-musculaires des Cœlentérés, comme aussi les myoblastes du myotome des Vertébrés, elles sont l'épithélium même. Les autres n'offrent pas cette division nette du corps cellulaire en deux parties, épithéliale et musculaire ; ce sont des éléments d'origine épithéliale et à fonction musculaire. Aussi a-t-on songé à les distinguer des précédentes, appelées cellules épithélio-musculaires, sous la dénomination de cellules épithéliales musculaires (Kolossow 1898). C'est là une distinction un peu subtile, à la suppression de laquelle Heerfordt (1900) a contribué.

A. — Un premier exemple de cellules épithélio-musculaires est fourni par les cellules mêmes de l'épithélium mésodermique qui tapisse le cœlome, les myoblastes eux-mêmes. On peut dire que l'état définitif résulte habituellement de la division de la cellule épithéliale primitive du mésoderme en deux cellules secondaires, l'une externe, qui est le

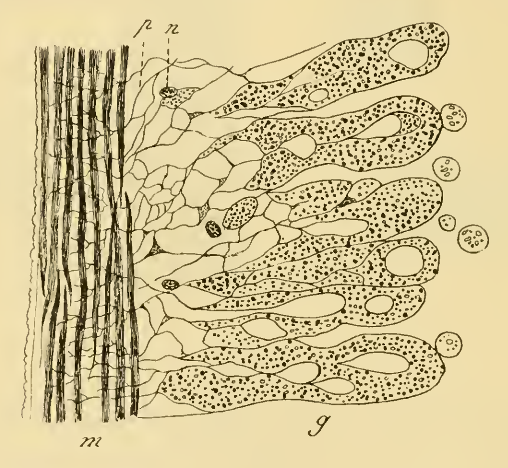


Fig. 9.

Fig. 9. — *Coupe longitudinale de la paroi d'une Annélide* (Owenia fusiformis). Delle Chiaje, × 240. — *m*, zone musculaire des cellules. — *g*, zone glandulaire, avec lobes volumineux, saillants dans la cavité du corps et remplis par le produit de sécrétion. — *p*, protoplasma réticulé unissant la zone musculaire et la zone glandulaire et contenant les noyaux *n* des cellules. D'après Gilson (1898).

myoblaste et deviendra cellule musculaire, l'autre interne, qui est épithéliale et tapisse la cavité générale du corps. Dans certains cas, cependant, il n'en est pas ainsi ; la cellule épithéliale mésodermique ne cesse pas, après différenciation des fibrilles musculaires, de faire partie du revêtement cœlomique ; non seulement dans la période embryonnaire, mais encore à l'état adulte, elle se présente comme élément épithélio-musculaire, épithélial par sa partie interne, musculaire par sa portion

externe ; autrement dit, il n'y a ni épithélium propre du cœlome, ni couche musculaire du corps distincte de cet épithélium. C'est cependant, dans un cas donné, une question toujours délicate de décider s'il existe ou non deux couches, l'une épithéliale cœlomique, l'autre musculaire.

D'après V. Drasch (1885), Ogneff (1899), De Bock (1901), les deux couches sont représentées chez les Annélides. Pour Gilson (1898) au contraire, chez les Annélides et les Acanthocéphales, et de plus d'après Rohde (1883-1885) chez les Nématodes, on ne peut distinguer d'épithélium cœlomique propre ; il en est peut-être de même chez les Chétognathes. La couche de cellules musculaires représente donc chez ces animaux une couche épithélio-musculaire, comme Roule (1892) l'a nommée, puisqu'elle borde directement la cavité générale. Du reste chez *Polygordius* (Fraipont 1887) et d'autres Annélides, les myoblastes de cette couche conservent l'aspect épithélial, qui est perdu chez les Nématodes et les Acanthocéphales. Une complication surgit chez *Owenia* ; la cellule subit ici, d'après Gilson, une double différenciation ; tandis que la zone externe

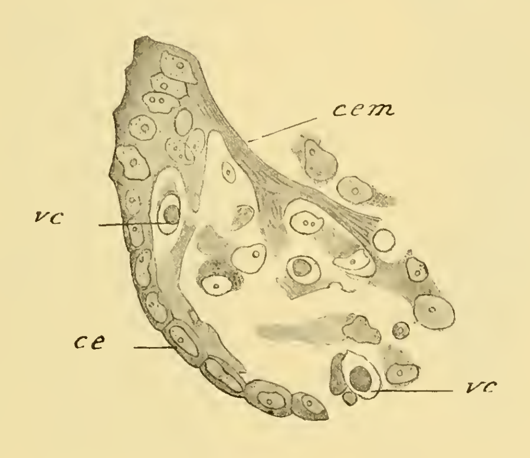


Fig. 10.

Fig. 10. — *Strie vasculaire du limaçon d'un Chat âgé de 3 jours*, × 500.

Proéminence spirale et sillon du ligament spiral. — *cem*, cellules épithélio-musculaires. — *ce*, cellules épithéliales ordinaires. — *vc*, vaisseaux capillaires sanguins. Liquide de Flemming, safranine, vert d'aniline.

forme des fibres musculaires, la zone interne ne demeure pas indifférente, mais prend les caractères d'un protoplasma glandulaire et secrète activement ; la cellule épithélio-musculaire est devenue un élément musculo-glandulaire (fig. 9). Ogneff (1899), a toutefois nié, pour *Owenia* et d'autres Annélides, l'existence de cellules musculo-glandulaires ; les éléments musculaires de la paroi du corps ne forment que la couche musculaire.

B. — Les cellules épithéliales intestinales des Capitellidés sont pourvues à leur partie basale de fibrilles musculaires ; elles rappellent ainsi les cellules épithélio-musculaires entodermiques des Cœlentérés.

C. — C'est l'ectoderme qui fournit les exemples les plus nombreux et les plus variés de cellules épithélio-musculaires.

a. C'est ainsi que certaines des cellules épithéliales qui tapissent le sillon spiral externe du limaçon des Mammifères se ramifient dans leur partie profonde en plusieurs prolongements, dans lesquels une striation longitudinale a été observée (fig. 10) (Prenant 1892). Cette particularité structurale, jointe à l'origine ectodermique et à la situation épithéliale de ces éléments dispose à les ranger parmi les cellules épithélio-musculaires : interprétation que Retzius (1893) n'a pas acceptée.

b. Il résulte des recherches de Retzius (1893), Juler (1894), Rochon-Duvigneaud (1895), Gabrielidès (1895), Vialleton (1897), Kölliker (1897), Grunert (1898), Grynfellt (1899), Heerfordt (1900), Miyake (1900), Widmark (1900), que le muscle dilatateur de la pupille est représenté, chez les Mammifères, par une membrane particulière de l'iris, la membrane de Bruch ou de Henle, comme Henle (1866), Iwanoff et Jeropheeff (1871), Iwanoff (1874, 1886), Merkel (1868, 1873, 1873 *b*) et d'autres [1] l'avaient autrefois admis, que ce muscle est de nature épithéliale et que, comme Retzius l'a avancé le premier, il est engendré par la transformation des cellules qui forment l'assise profonde de la couche rétinienne de l'iris et a par conséquent une origine ectodermique, puisqu'il dérive de la vésicule optique secondaire. La membrane de Bruch sous-jacente à cette assise cellulaire n'est autre que le muscle dilatateur ; les stries de cette membrane correspondent aux fibres musculaires. Kölliker, Vialleton et Grynfellt d'une part, Gabrielidès, Grunert, Heerfordt d'autre part ont compris différemment la genèse et la constitution de ce muscle, tout en s'accordant sur le point fondamental, sur sa provenance épithéliale. D'après les premiers, les cellules de la couche antérieure ou profonde de la rétine iridienne sont de véritables myoblastes ; elles produisent en effet par leur partie profonde des fibrilles contractiles qui se confondent en une lame continue ou « membrane dilatatrice » (la membrane de Bruch), voisine par sa structure du tissu musculaire lisse, mais en différent cependant par sa fusion en une membrane (fig. 11) ; de là un tissu épithélio-musculaire très particulier. Pour les autres auteurs, la substance musculaire produite par les cellules de la rétine iridienne n'est pas disposée sous forme de membrane continue ; mais elle se divise en segments fusiformes, dont chacun est appendu à l'une des cellules épithéliales. On peut en effet, par la dissociation, séparer des éléments musculaires, dont chacun comprend deux parties : l'une, protoplasmique et nucléée, fait partie de la couche profonde de la rétine iridienne ; l'autre, musculaire, entre dans la constitution de la membrane de Bruch (fig. 12).

[1] Voir l'historique complet dans Grynfellt (1899).

Szili (1901), M. Nussbaum (1901) et Herzog (1901) ont montré en outre que le muscle spincter de l'iris lui-même, ainsi que les muscles contenus dans le peigne des Oiseaux, dans le prolongement falciforme et la campanula des Poissons osseux sont aussi d'origine épithéliale. Ces divers organes dérivent des bords de la vésicule oculaire qui limitent la fente embryonnaire de l'œil. Le muscle lisse « rétracteur du cristallin », dé-

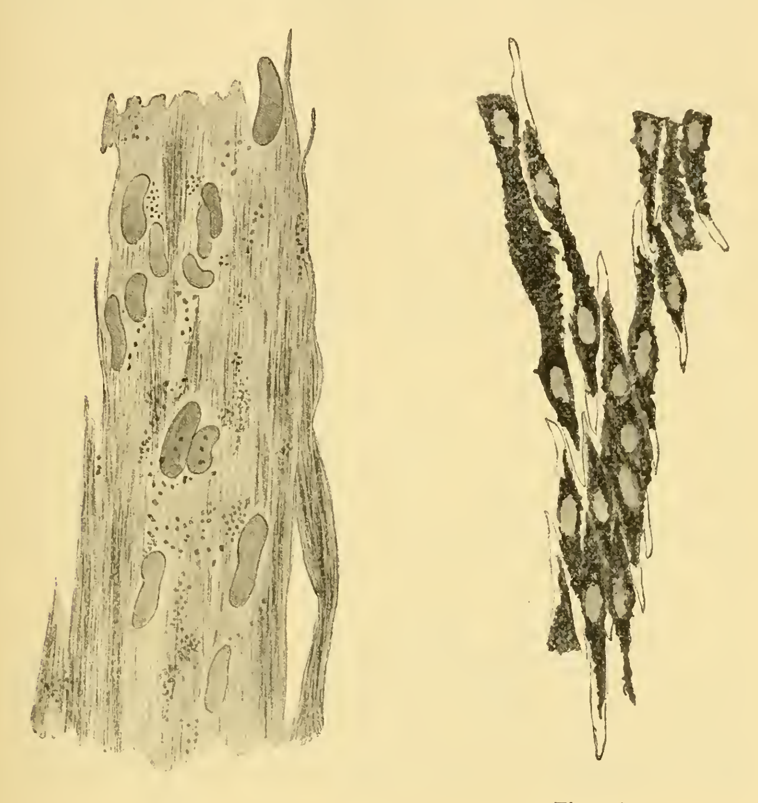


Fig. 11. Fig. 12.

Fig. 11. — *Fragment de la membrane de Bruch, vu de face, montrant le muscle dilatateur de l'iris chez l'Homme.*— On voit les fibres du muscle dilatateur dans l'épaisseur même de la membrane de Bruch ; les noyaux des cellules épithéliales de la rétine iridienne sont appliqués sur la membrane ; çà et là quelques amas pigmentaires faisant partie du corps protoplasmique de ces cellules. D'après Vialleton (1897). Hématéine, éosine.

Fig. 12. — *Cellules épithélio-musculaires isolées de la couche épithéliale antérieure de la rétine iridienne chez le Veau*, × 565.— D'après Heerfordt (1900).

couvert par Leydig dans la campanula des Téléostéens est donc épithélial; il en est de même pour les muscles striés de l'œil des Oiseaux. Szili a bien montré, chez l'Homme, comment le muscle sphincter de l'iris, en-

globé dans l'épaisseur de la membrane iridienne, séparé à l'état adulte de l'épithélium qui doublant l'iris en arrière représente la partie antérieure de la vésicule oculaire, naît cependant au contact et aux dépens de cet épithélium, dont il s'éloigne ensuite peu à peu. Contrairement au muscle dilatateur de la pupille et aux autres formations épithélio-musculaires, qui à l'état définitif demeurent adhérentes à l'épithélium qui leur a donné naissance, le sphincter de l'iris, séparé de sa matrice épithéliale, se compose de fibres musculaires lisses fusiformes du type ordinaire. On est ainsi amené à supposer que tous les muscles lisses ont peut-être une origine épithéliale, que montrera l'étude attentive de leur développement.

D. — Les cellules musculaires épithéliales, celles de la seconde catégorie distinguée par Kolossow, sont représentées surtout par les cellules musculaires des glandes cutanées (glandes venimeuses cutanées des Amphibiens, glandes sudoripares des Mammifères), qui doublent extérieurement l'assise épithéliale glandulaire [1]. Ces cellules sont trop connues pour qu'il soit nécessaire de les décrire. Kolossow (1898) a retrouvé dans d'autres glandes, par exemple dans la glande lacrymale de l'Homme, des éléments analogues, doublant d'une couche externe la paroi sécrétrice des acinis glandulaires.

Enfin les cellules que Boll (1869) a décrites autour des culs de sac sécréteurs des glandes, et qu'on désigne sous le nom de « cellules en panier », seraient contractiles d'après certains auteurs et pourraient être rapprochées des éléments myo-épithéliaux des glandes cutanées. C'est ce qu'ont fait Renaut (1882) et Lacroix (1894-1895), d'après lesquels ces cellules, réellement contractiles, sont en outre indépendantes de la membrane basale de l'acinus, en dedans de laquelle elles sont situées, et possèdent une substance délicatement fibrillée.

[1] Voici les principaux travaux publiés à leur sujet :
Glandes cutanées venimeuses. Hensche (1856), Stieda (1860), Szczesny (1867), Eberth (1869), Leydig (1876, 1876), Engelmann (1872), Calmels (1883), Ranvier (1884, 1887), P. Schulz (1889), Seeck (1891), Nicoglu (1893), Vollmer (1893), M. Heidenhain (1893), Drasch (1894), Junius (1896), O. Weiss (1898), Mme Phisalix (1900), Ancel (1901).
Glandes sudoripares. Kölliker (1849, 1850), Heinold (1874), Horschelmann (1875), Ranvier (1879, 1884-87), G. Herrmann (1880), Tartuferi (1881), Leydig (1883), Unna (1883), Fananas (1896).

Paru le 26 Juin 1903.

Les directeurs :
G. Pruvot et E.-G. Racovitza.

Le gérant : Charles Schleicher.

Eug. MORIEU, Imp.-Grav., 140, Boul. Raspail. Paris (6e) — Téléphone : 704-75

ARCHIVES

DE

ZOOLOGIE EXPÉRIMENTALE ET GÉNÉRALE

FONDÉES PAR

H. DE LACAZE-DUTHIERS

PUBLIÉES SOUS LA DIRECTION DE

G. PRUVOT ET E. G. RACOVITZA

Chargé de Cours à la Sorbonne, Directeur du Laboratoire Arago — Docteur ès sciences, Sous-Directeur du Laboratoire Arago

4e SÉRIE, T. I. NOTES ET REVUE 1903. N° 5

XIV

MICROTOME A CHARIOT VERTICAL SANS GLISSIÈRE.[1]

par MAXIME RADAIS

Professeur à l'École de Pharmacie de Paris.

Les exigences de la technique histologique imposent aux instruments qui servent à débiter en coupes minces les fragments de tissus une facilité de mise en œuvre et une précision de fonctionnement qui sont loin d'être toujours réalisées.

Un microtome doit se prêter à l'emploi du rasoir droit (coupes sériées) et du rasoir oblique (coupes isolées) sans exiger de longs changements dans le dispositif de l'instrument. L'usage du rasoir oblique est en effet recommandable pour obtenir les plus belles préparations, même avec les tissus inclus à la paraffine que l'on débite plus habituellement en séries au moyen du tranchant hori-

[1] Cet appareil est construit par M. STIASSNIE (ancienne Maison VÉRICK) à Paris.

zontal ; si le ruban sérié n'est pas indispensable, la première méthode de travail est, sans contredit, supérieure à la seconde.

La régularité des coupes doit aussi être parfaite, même pour les faibles épaisseurs, surtout lorsqu'il s'agit des rubans destinés à la reconstitution stéréographique ou à l'exploration méthodique d'une région.

La constance d'épaisseur des sections ne dépend pas d'ailleurs exclusivement de la précision mécanique du microtome, mais encore de la régularité du débit pendant l'opération. Les substances, telles que la paraffine, qui servent aux inclusions sont douées d'une élasticité que met en jeu la compression exercée par l'angle solide de la lame tranchante ; pour une série de coupes successives, les effets s'ajoutent et la compression se transmet de proche en proche dans le bloc en expérience. Tant que le débit reste constant, les sections conservent une épaisseur égale, la réaction élastique de la matière conservant sensiblement la même valeur pour une même période de temps ; si, au contraire, le mouvement subit une interruption, la dilatation du bloc continue à s'exercer pendant l'arrêt et une coupe plus épaisse marque la reprise du travail. C'est là un phénomène bien connu des histologistes et l'on sait que, pour débiter un organe en un ruban de coupes parfait, l'opération ne doit comporter aucune interruption.

Il arrive cependant que, même avec cette précaution, l'accident se produit. Il en est ainsi lorsque les parties mobiles de l'appareil offrent une insuffisante rigidité et surtout lorsque le chariot a pour guides des glissières métalliques à larges surfaces de contact. Une pareille disposition mécanique ne comporte en effet qu'une précision insuffisante par suite du jeu nécessaire au glissement ; l'intervalle des contacts, rempli par une substance lubrifiante compressible et mobile, varie constamment avec l'effort développé. Si l'on ajoute que l'encrassement de pareils organes est inévitable sous l'action des poussières que retient la matière grasse, on s'explique les fréquentes inégalités de fonctionnement du plus grand nombre des appareils qui en sont pourvus.

Dans certains modèles, on a même muni le chariot porte-pièce du mouvement rapide et du mouvement micrométrique par un double jeu de glissières croisées : c'est aussi une double cause d'erreur dans le rendement de l'appareil.

On obtient un fonctionnement plus sûr et plus indépendant de

l'habileté de l'opérateur en utilisant les instruments où les glissières sont remplacées par des axes mobiles entre pointes ou par des tourillons sur coussinets. Dans ce cas, les surfaces de glissement très réduites permettent un réglage précis, pratiquement sans jeu.

Malheureusement, dans les modèles de ce type utilisés jusqu'ici, la trajectoire garde une forme circulaire qui restreint les limites d'emploi de l'appareil.

Chez les uns, la section se produit suivant une surface cylindrique, le tranchant du rasoir étant parallèle à l'axe de rotation du porte-pièce. Il en est ainsi dans les microtomes dits *à balancier* qui fournissent un excellent travail pour les coupes en série de faible étendue mais n'admettent pas l'emploi si utile du tranchant oblique.

Chez les autres, la section est théoriquement plane et d'étendue moins limitée, le tranchant de la lame étant disposé dans un plan perpendiculaire à l'axe de rotation du chariot; avec ces instruments, l'emploi du rasoir oblique devient possible. Si l'on utilise le tranchant horizontal, le mouvement angulaire du chariot entraîne, pour chaque article du ruban de coupes, une forme trapézoïde ; cet inconvénient ne devient négligeable que lorsque le rayon de la trajectoire utile du chariot est assez grand, ce qui nécessite des dimensions notables et une grande rigidité des parties mobiles de l'instrument. Ces conditions sont également indispensables pour l'emploi du tranchant oblique, les courbes à court rayon se prêtant mal à une section uniforme de l'objet.

*
* *

Quel que soit le système adopté pour guider la course du chariot, il est à remarquer que les constructeurs se sont, en général, insuffisamment préoccupés de calculer les dimensions et la résistance des pièces mécaniques d'après le travail à effectuer. Ce travail n'est pas négligeable, surtout lorsqu'il s'agit de sectionner des tissus scléreux ou hétérogènes; il importe pourtant qu'il devienne presque nul comparativement à la résistance mécanique des pièces de la machine, c'est-à-dire qu'il soit sensiblement neutralisé par la seule inertie de la masse du système mobile. Une pareille condition exige un chariot massif et une application rationnelle de la force qui doit le mettre en marche.

Les règles de la cinématique exigent notamment que la résistance se trouve sur la trajectoire du point d'application de la force ou sur son prolongement : lorsque cette condition est remplie, le travail effectué par la section de la pièce neutralise exactement et complètement la force mise en jeu. Aucune composante étrangère de valeur notable ne tend à faire dévier la course du chariot dont les guides ne servent qu'à compenser les légères irrégularités de course provoquées par un défaut d'homogénéité de l'objet à couper.

Or, dans le plus grand nombre des appareils, la trajectoire décrite par le point d'application de la force motrice est notablement distante du point de résistance ; à chaque section, une portion de l'effort transmis doit être annulée par les guides du chariot dont la perfection mécanique mesure alors la régularité du travail accompli.

Si, de plus, (et le cas est très général) la pince à orientation est portée par un bras de levier long et grêle, ce fragile support devient le siège de vibrations qui se traduisent par des stries transversales dans les coupes.

Les divers systèmes d'avance micrométrique qui règlent l'épaisseur des sections ne sont pas non plus sans soulever quelques critiques.

Le plus souvent, la vis, de petit diamètre et de faible pas, agit directement ; pour de faibles déplacements, de l'ordre du millième de millimètre, le trajet linéaire du filet sur les rampes de l'écrou est extrêmement réduit et à peine supérieur à la limite d'élasticité du système, si l'écrou est suffisamment serré : après l'action du clicquet, la roue dentée revient sur elle-même. Il en est de même, mais pour une autre cause, si la vis est trop libre dans son écrou : le frottement de retour du clicquet suffit pour déterminer un mouvement rétrograde de la roue dentée.

* * *

Les diverses considérations qui précèdent m'ont servi de point de départ et de guide pour la construction du microtôme dont la description va suivre. La pièce histologique, portée par un chariot, reçoit un mouvement vertical dont la trajectoire rectiligne est fixe dans l'espace : c'est au rasoir que s'applique le déplacement micrométrique qui règle l'épaisseur des coupes.

Les dispositions mécaniques des divers organes de l'appareil s'éloignent sensiblement de celles qui ont été utilisées jusqu'ici : les résultats obtenus se traduisent par une grande facilité de mise en œuvre et une régularité des coupes qui se maintient pour les plus faibles épaisseurs.

I. Chariot porte-pièce

Le chariot porte-pièce est guidé, dans sa course verticale rectiligne, par deux couples de balanciers de Watt dont les axes oscillants se meuvent entre pointes coniques. La figure 1 représente la disposition schematique d'un de ces couples et les figures 2 et 3 la liaison mécanique des couples avec le bâti de la machine et le chariot.

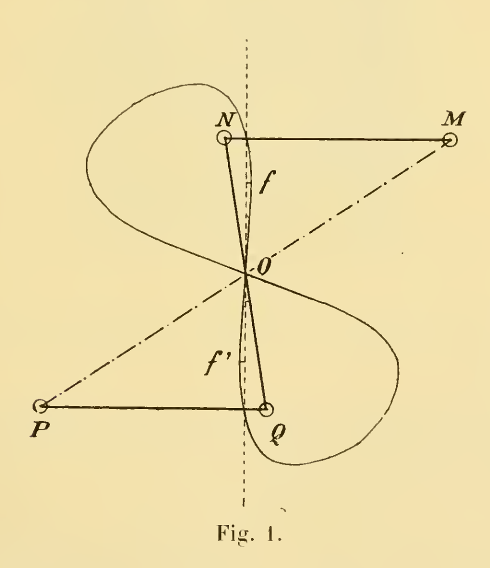


Fig. 1.

Le balancier MN et le contre-balancier PQ peuvent osciller autour des axes fixes M et P ; la bielle NQ, articulée à leurs extrémités les réunit. La théorie montre que, dans un pareil système, si l'angle d'oscillation ne dépasse pas une certaine limite, voisine de 38°, et si la bielle et les balanciers répondent à des conditions de

dimension et de situation respectives déterminées, le centre O de la bielle décrit sensiblement une ligne droite [1].

Si l'on suppose un autre couple M_1 P_1 (fig. 2) installé de telle sorte que la trajectoire rectiligne du centre O^1 de sa bielle se trouve dans le prolongement de la première, il suffira de réunir les centres OO_1 par une pièce rigide pour que cette dernière traduise le jeu d'os-

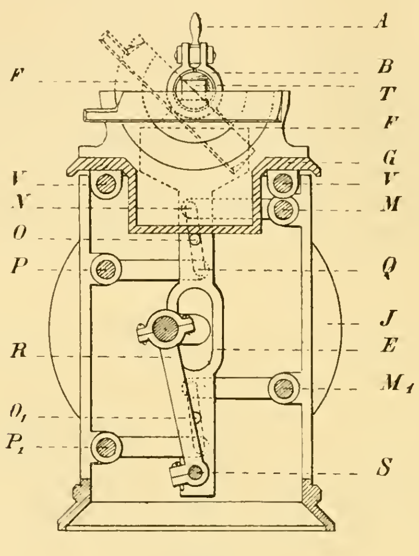


Fig. 2.

cillation des couples par un mouvement longitudinal rectiligne de de translation.

Dans l'instrument qui nous occupe, cette pièce rigide n'est autre chose que le chariot E que termine au sommet une plate-forme où se fixe la pince porte-objet A B C D.

[1] Si les conditions ci-dessus (Règle de Watt) sont remplies, la trajectoire complète du point O (fig. 1) est une courbe fermée à longue inflexion, en forme de 8 allongé, dont le point multiple est situé sur la droite qui joint les axes projetés M et P. Si l'on considère la tangente en ce point, le calcul montre que la courbe ascendante s'écarte d'abord à droite, puis se rapproche pour couper la tangente et passer à gauche où elle forme la boucle supérieure ; un trajet semblable, mais accompli dans un ordre inverse, forme la boucle inférieure. En pratique, les flèches f et f' qui mesurent les écarts de la courbe à la tangente sont assez petites pour être négligées et, dans les limites indiquées, la courbe et la tangente se confondent sensiblement. C'est ainsi que, pour les dimensions choisies dans l'instrument dont il s'agit, les écarts f et f' sont égaux à $\frac{1}{4000}$ environ de la course totale.

Les figures 2 et 3 montrent de face et de profil le chariot et les couples directeurs reliés au bâti fixe de l'appareil.

La mise en marche s'effectue par le jeu d'une bielle *R* et d'un arbre coudé que commande un volant *J* armé d'une manivelle. L'arbre, parallèle aux axes oscillants $M\ N\ M_1\ N_1$, est placé entre les couples et dans le plan longitudinal médian du chariot *E*. La bielle

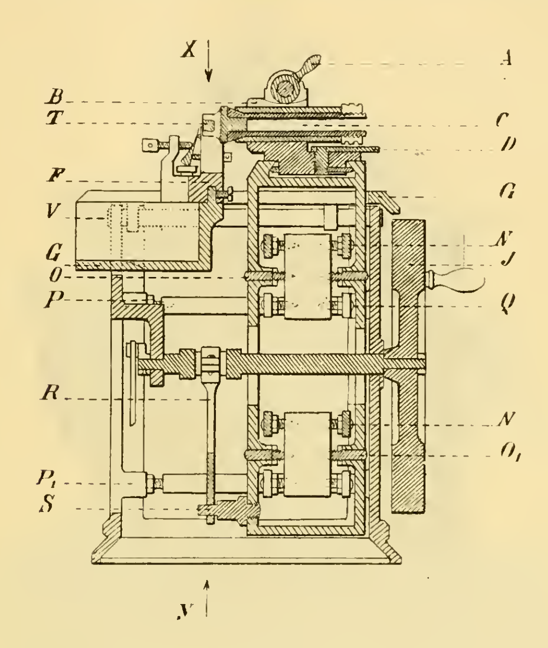


Fig. 3.

motrice *R* s'articule avec ce dernier par l'intermédiaire d'un tourillon *S* qui représente ainsi le point d'application de la force motrice ; celui de la résistance, figuré par l'objet à sectionner *T* se trouve directement au-dessus et cette condition reste remplie pour toute orientation de la pièce.

La pince porte-objet *A B C D* est, en effet, fixée en potence au sommet du chariot *E* et comporte deux parties principales dont les mouvements combinés permettent d'orienter l'objet *T autour de son centre de figure* sans déplacement sensible dans l'espace. L'une de ces parties *A B* se déplace et se fixe par la manette *D*, sur la table du chariot *E*, dans une glissière circulaire dont le centre

appartient à la verticale $X Y$ (fig. 3) du point d'articulation S de la bielle motrice. L'autre partie C est un cylindre horizontal susceptible de tourner sur lui-même et de se déplacer suivant son axe pour amener l'objet T qu'il porte sur la verticale $X Y$. L'orientation terminée, les deux parties font corps entre elles et avec le chariot par le serrage des manettes A et D.

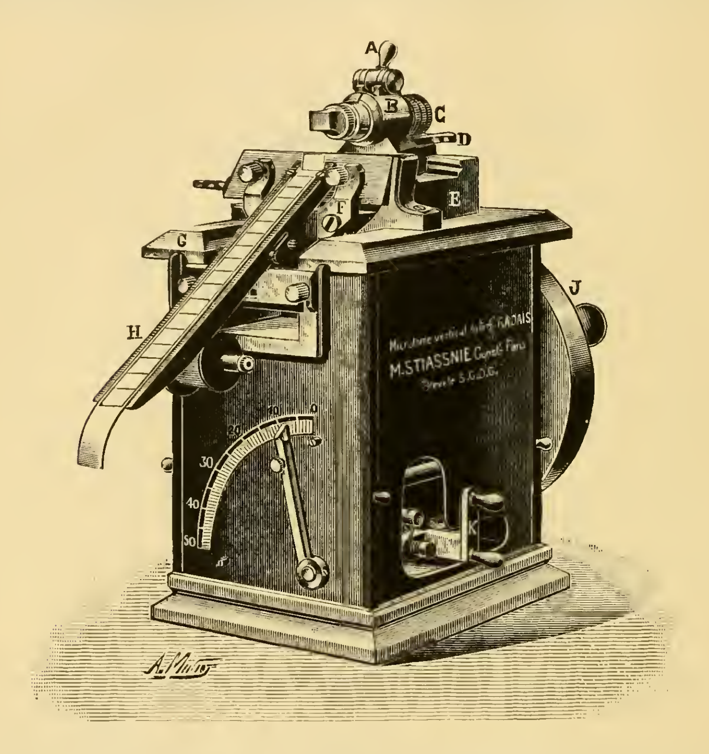


Fig. 4.

II. Chariot porte-rasoir

Le chariot porte-rasoir G est horizontal et reçoit le mouvement d'avance micrométrique par l'intermédiaire d'un levier de démultiplication. Il repose par trois coussinets disposés en triangle sur deux tiges-glissières V fixées au bâti et parallèles aux axes d'oscillation des couples. Le rasoir est disposé dans un plan perpendiculaire à ces mêmes axes : les sections pratiquées sont donc rigoureusement planes.

La lame se fixe sur un demi-cercle tournant *F*, le tranchant coïncidant avec le diamètre du cercle ; l'ensemble se déplace et se fixe dans une glissière de même forme, solidaire du chariot horizontal. Le rasoir, avec son support, peut donc prendre, par une rotation de 90° dans son plan, toute position utile depuis l'horizontale jusqu'à la verticale ; il devient facile de déterminer, dans

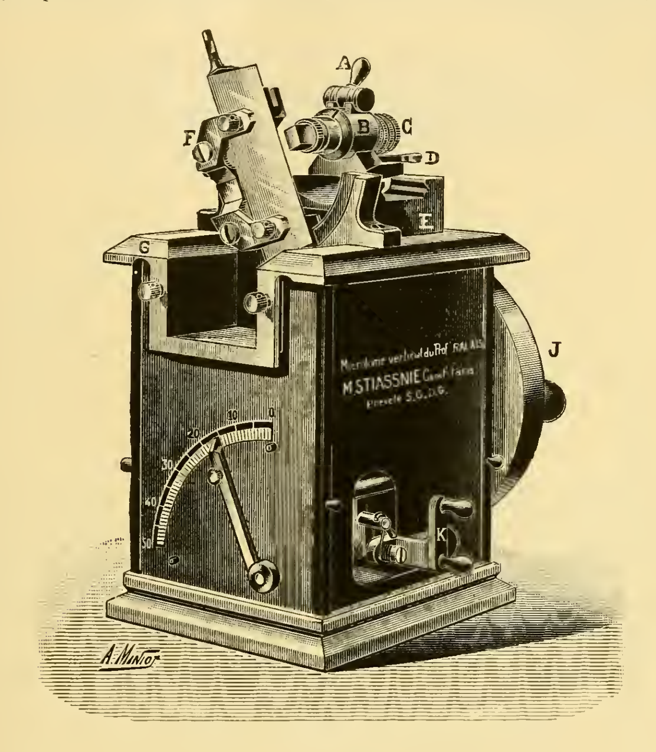


Fig. 5.

chaque cas particulier, l'obliquité du tranchant la plus convenable sans s'astreindre à un nouveau montage du rasoir.

Les figures 4 et 5 montrent deux de ces dispositions.

III. Appareil micrométrique

Le déplacement micrométrique du chariot *G* est sous la dépendance d'une vis de fort diamètre tournant entre deux pointes fixes. Le mouvement d'avance est démultiplié par un levier à bras inégaux, ce qui permet d'utiliser un gros filet et un écrou ouvert

du type semi-cylindrique employé dans les machines à diviser. Un simple mouvement de bascule imprimé à la manette *K* déclanche l'écrou et permet de le fixer en tout point de la vis : on amène de la sorte le rasoir au voisinage immédiat de la surface à entamer.

La prise de l'écrou est d'ailleurs facilitée par la forme du filet : la génératrice de la rampe d'entraînement est perpendiculaire à l'axe de la vis (fig. 6).

Cette dernière est mue par l'action d'un clicquet sur une roue dentée ; une disposition nouvelle supprime le frottement de retour sur les dents et évite tout entraînement rétrograde accidentel (fig. 7).

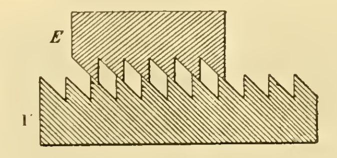


Fig. 6.

Le clicquet *AB*, dont le doigt *B* entraîne la roue dentée, est mû lui-même par le bras de levier *C* que relie une bielle *D* à l'axe moteur. Avant la fin de la course, la branche verticale *A* rencontre une vis butoir *E* dont le contact a pour effet de relever le doigt *B* qui abandonne la dent ; ce doigt reste suspendu au-dessus de la roue après la chute du mentonnet *F* dans l'encoche correspondante de la pièce *G*, La roue se trouve donc libre de tout contact pendant le retour du levier *C* à sa position d'origine C_1. En ce point, la pièce G_1 rencontre un butoir *H* qui la soulève et libère le clicquet : celui-ci retombe sur le disque directeur *K* relié à l'aiguille indicatrice *L* ; suivant la position de cette dernière, le disque *K* permettra au doigt du clicquet d'entrer en prise avec la roue et d'entraîner un nombre de dents compté par le quadrant divisé *M*.

Grâce à ces dispositions, l'avance micrométrique du rasoir s'effectue avec une grande sûreté et les coupes sont régulières même pour les plus faibles épaisseurs. La limite d'action est comprise entre 1 μ et 50 μ ; le changement de μ en μ s'effectue instantanément même pendant la marche.

Pour les coupes en série, un système récepteur *H*, (fig. 4) peut

s'adapter au devant du rasoir. Un ruban de papier enroulé reçoit les coupes et les entraîne. En découpant en tronçons ce ruban, il est facile de conserver et de transporter les coupes sans risque de rupture. Ce système de ruban déroulable, qui supprime toute manipulation directe du fragile *ténia* est préférable aux dévidoirs à toile sans fin.

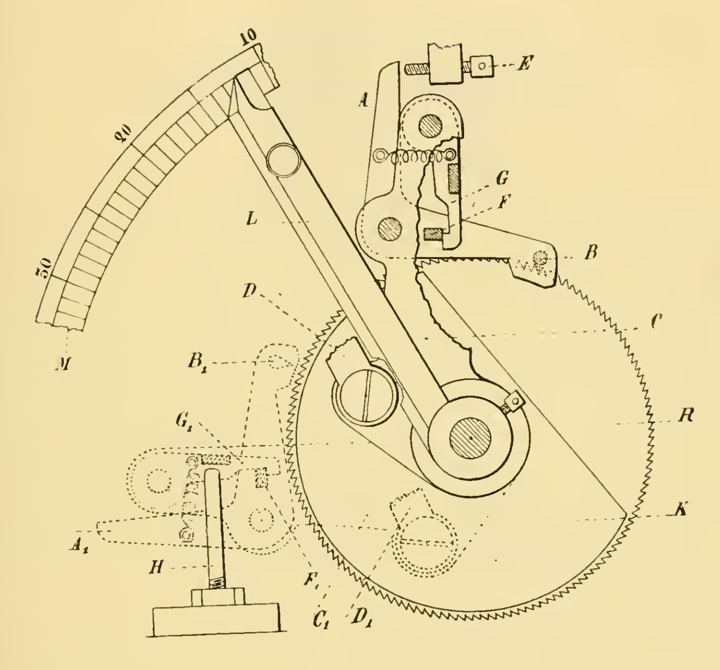


Fig. 7.

Le mécanisme moteur est à l'abri dans le bâti de la machine dont la table supérieure ne porte que les organes nécessaires aux manipulations. La surveillance et le graissage s'effectuent en enlevant les plaques latérales.

Ce microtome peut être employé pour l'étude des tissus animaux et végétaux. Pour les inclusions autres que celles qui utilisent la paraffine facile à souder sur un plateau, on se sert de la pince à serrage concentrique en remplaçant le plateau à paraffine par la pièce elle-même.

La pince porte-pièce peut aussi recevoir un appareil à congélation.

REVUES CRITIQUES

XV

QUESTIONS RELATIVES AUX CELLULES MUSCULAIRES

par A. Prenant

Professeur à l'Université de Nancy

II. — Des Myoblastes en particulier

(*Suite* [1])

La très grande majorité des auteurs s'accordent à considérer comme éléments musculaires ces diverses cellules de l'assise externe de la paroi glandulaire ; quelques-uns seulement, par exemple Seeck, Robin (*in* Figatier 1881), en ont fait des cellules de remplacement de l'assise épithéliale glandulaire. La forme, fréquemment allongée, de ces éléments rappelle bien celle de cellules musculaires ; leur disposition très spéciale, par exemple leur arrangement en spirale autour du cul-de-sac des glandes sudoripares (Ranvier) paraît commandée par les nécessités d'une contraction efficace. Une preuve décisive a été fournie par K. W. Zimmermann (1898) ; il a constaté en effet que les éléments aplatis de la couche externe musculaire de la glande lacrymale présentent une striation et une fibrillation nettes. Enfin Ranvier (1884, 1887) a pu observer directement sous le microscope la contraction de ces cellules musculaires, dans la membrane nictitante de la Grenouille, électriquement excitée.

Quant à la nature épithéliale et par conséquent ectodermique de ces cellules, on l'admet généralement pour plusieurs raisons. La plus péremptoire, sur laquelle Kölliker (1889), Ranvier (1879), Herrmann (1880) et d'autres ont insisté, est leur situation en dedans de la membrane basale, entre elles et les cellules glandulaires, dont elles partagent par conséquent l'origine épithéliale. Un autre argument, invoqué par Heidenhain (1893) et Kolossow (1898), est la présence de ponts intercellulaires qui relient ces éléments musculaires de la deuxième couche aux cellules glandulaires de la couche interne, attestant ainsi leur commune origine.

Les diverses sortes de cellules épithéliales musculaires, telles que celles des Cœlentérés, les cellules du muscle dilatateur de l'iris, les cellules des glandes cutanées, malgré les différences de forme très grandes qui les séparent, ont ces deux caractères communs, d'avoir une origine épithéliale et d'avoir conservé la situation de cellules épithéliales, d'être en outre pourvues d'une fonction musculaire. Heerfordt (1900) a été plus

[1] Voir Notes et Revue, 1903, Nos 3 et 4.

loin et a trouvé ces trois types principaux de cellules épithéliales musculaires construits sur le même modèle morphologique. Les unes et les autres en effet sont des cellules (« cellules musculaires lisses épithéliales » de l'auteur), disposées en une seule couche épithéliale. Elles sont formées d'une fibre contractile et d'un corps cellulaire nucléé qui lui est appendu. Le corps cellulaire est toujours tourné vers la face libre et s'ajoute à ceux des cellules voisines pour constituer une rangée épithé-

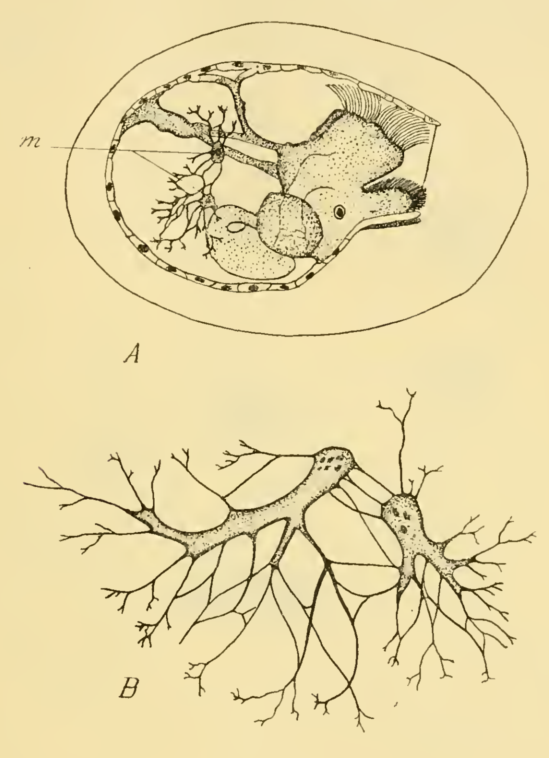


Fig. 12.

Fig. 12. — *Développement des cellules musculaires mésenchymateuses dans une larve véligère de Tergipes.* — **A.** Vue latérale de la larve, montrant la position des deux cellules musculaires mésenchymateuses *m*, devenues étoilées. — **B.** Ces cellules à un fort grossissement. D'après Ch. B. Wilson (**1899**).

liale ; la fibre musculaire, située du côté opposé, se juxtapose à celle des autres cellules pour former une bande musculaire.

4° *Myoblastes mésenchymateux*

Il n'a été question jusqu'ici que de myoblastes épithéliaux, empruntés à l'épithélium mésodermique. Mais des cellules de mésenchyme peuvent anssi devenir des éléments musculaires. Il y a donc à distinguer des

myoblastes et par suite des cellules musculaires d'origine épithéliale et d'autres d'origine mésenchymateuse. Cette distinction est purement génétique, car, à l'état définitif, les cellules et les muscles mésenchymateux ne diffèrent pas par leurs caractères morphologiques des cellules et des muscles épithéliaux. C'est ce qui résulte de la comparaison faite chez une même espèce entre les muscles de provenance épithéliale et les muscles mésenchymateux ; ainsi, parmi les Vertébrés, les muscles intestinaux de la Tanche, qui sont certainement d'origine mésenchymateuse, et les muscles de la paroi du corps, qui dérivent de l'épithélium du myotome, ont la même structure ; chez les Echinides, HAMANN (1886) a



Fig. 13.

FIG. 13. — *Cellules musculaires mésenchymateuses dans la vessie de Salamandre.* × 250. — Les trois cellules *m* sont intermédiaires entre des cellules musculaires typiques, dont elles ont le protoplasma, et les cellules conjonctives mésenchymateuses *c*, dont elles imitent la forme ramifiée. Liquide de Flemming. Safranine, vert-lumière.

montré que les muscles dérivent soit de l'épithélium cœlomique, soit de cellules mésenchymateuses et ne présentent à l'état adulte dans leur structure aucun indice de cette origine différente.

Je ne veux pas ici rappeler la répartition différente des muscles épithéliaux et des muscles mésenchymateux, selon les groupes de la série animale et les organes auxquels on s'adresse. Je dirai seulement que,

tandis qu'on admet généralement, pour les Vertébrés, que les muscles de la paroi du corps et des membres ont une origine épithéliale, Byrnes (**1898**) refuse cette origine à ceux des membres, en se fondant sur des résultats expérimentaux.

On connaît beaucoup moins bien le développement des muscles mésenchymateux que celui des muscles épithéliaux.

On admet que chez les Invertébrés les éléments musculaires mésenchymateux proviennent des cellules migratrices qui se détachent de bonne heure de la paroi épithéliale du germe ou des feuillets de la larve. Wilson (**1899**) par exemple a montré comment ces cellules migratrices mésenchymateuses, de forme amiboïde et irrégulière, acquièrent des prolongements et se transforment en éléments musculaires, en différenciant en elles la substance contractile caractéristique (fig. 12). Roule (**1901**) a suivi chez *Porcellio* le développement des fibres musculaires striées de la musculature somatique aux dépens de cellules mésenchymateuses ; ces cellules sont situées de chaque côté du corps embryonnaire, groupées en amas à l'intérieur d'une abondante substance fondamentale ; chaque cellule se fixe, retire ses pseudopodes et devient ovale, puis elle subit la différenciation fibrillaire et la transformation musculaire à la manière habituelle.

Quant au développement des cellules mésenchymateuses qui forment la musculature cutanée, viscérale et cardio-vasculaire des Vertébrés, il est très mal connu. Il est hypothétiquement admis, plutôt que reconnu par l'observation, que des divers feuillets épithéliaux du germe embryonnaire se détachent des éléments dits mésenchymateux, de forme irrégulière, dont un certain nombre se transforment en cellules musculaires. Je rappelle que Szili (**1901**), en montrant l'origine épithéliale du muscle sphincter de l'iris, situé en plein mésenchyme et jusqu'alors supposé d'origine mésenchymateuse, a été conduit à penser qu'il pouvait en être de même pour tous les autres muscles lisses, dont la provenance serait prouvée par l'étude méthodique de leur développement. Par contre, Byrnes (**1898**) a restreint la catégorie des muscles épithéliaux, en observant que les muscles des membres ne naissent pas de bourgeons du myotome et ne partagent donc pas l'origine épithéliale des muscles du tronc, mais qu'ils proviennent de cellules mésenchymateuses issues elles-mêmes en partie de l'épithélium péritonéal ; car si l'on détruit les moitiés inférieures ou ventrales des myotomes à l'endroit où se produit le rudiment du membre postérieur des Amphibiens, les muscles de ce membre se développent néanmoins. Quelques observations erratiques peuvent encore être citées. Griffiths (**1890-1892**) a observé que les cellules conjonctives de la prostate du Hérisson prennent, au moment du rut, le caractère de cellules musculaires. Flemming (**1878**) a fait sur la vessie de la Salamandre une observation facile à vérifier ; il a trouvé tous les intermédiaires entre des cellules musculaires bien caractérisées et les cellules conjonctives ou mésenchymateuses ordinaires (fig. 13).

Index bibliographique

1901. Angel. Etude du développement des glandes de la peau des Batraciens et en particulier de la Salamandre terrestre. (*Arch. de biologie*, XVIII. Même sujet : *Soc. de Biologie*, n°s 35 et 38, 1900).

1889. Apathy. Nach welcher Richtung soll die Nervenlehre reformirt werden. (*Biol. Centralblatt*, IX).

1892. Apathy. Ueber die kontraktilen Elemente der Muskelfaser und über die leitenden Elemente der Nervenfibrillen. (*Sitz. der med.-naturw. Sektion siebenbürger Museums-Vereins, Naturw. Abth.*, XIV).

1892. Apathy. Kontraktile und leitende Primitivfibrillen. (*Mitth. der zool. Stat. Neapel*, X).

1893. Apathy. Ueber die Muskelfasern von *Ascaris*, nebst Bemerkungen über die von *Lumbricus* und *Hirudo*. (*Zeitschr. f. wiss. Mikr.*, X).

1894. Apathy. Das leitende Element in den Muskelfasern von *Ascaris*. (*Arch. f. mikr. Anat.*, XLIII).

1902. Apathy. M. Heidenhain's und meine Auffassung der contractilen und leitenden Substanz und über die Grenze der Sichtbarkeit. (*Anat. Anz.*, XXI).

1885. Balfour. Traité d'embryologie et d'organogénie comparées. II.

1889. Ballowitz. Fibrilläre Structur und Kontraktilität. (*Verh. d. Anat. Gesellsch.*, III et *Arch. f. d. ges. Physiol.*, XLVI).

1889-1890. Ballowitz. Ueber Verbreitung und Bedeutung feinfaseriger Strukturen in den Geweben und Gewebselementen des thierischen Körpers. (*Biol. Centralblatt*, IX).

1900. Bardeen. The development of the musculature of the bodywall in the pig, etc. (*Contributions to the Science of Medicin, dedicated to W. H. Welch* et *John's Hopkins Hospital Report*, IX).

1874. Beneden (E. van). De la distinction originelle du testicule et de l'ovaire. (*Bull. Acad. roy. d. Sc. de Belgique*, 2e Sér., XXXVII).

1883. Beneden (E. van). Recherches sur la maturation de l'œuf, la fécondation et la division cellulaire. (*Arch. de Biologie*, IV).

1897. Bettendorf. Ueber Musculatur und Sinneszellen der Trematoden. (*Zool. Jahrbücher*, X).

1901. Bock (de). Observations anatomiques et histologiques sur les Oligochètes. (*Revue Suisse de Zoologie*, IX).

1869. Boll. Die Bindesubstanz der Drüsen. (*Arch. für mikr. Anat.*, V).

1898. Byrnes. Experimental Studies on the development of limb-muscles in Amphibia. (*Journ. of Morphology*, XIV).

1875. Calberla. Studien über die Entwiklung der quergestreiften Muskeln und Nerven der Amphibien und Reptilien. (*Arch. f. mikr. Anat.*, XI).

1897. Mac Callum. On the histogenesis of the striated muscle fibre, and the growth of the human Sartorius muscle. (*John's Hopkins Hosp. Bull.*, XI, n°s 90-91, 98).

1897. Mac Callum. On the histology and histogenesis of the heart muscle cell. (*Anat. Anzeiger*, XIII).
1883. Calmels. Etude histologique des glandes à venin du Crapaud, etc. (*Arch. de physiologie*, I).
1867. Ciaccio. Interno alla minuta fabbrica della pelle della *Rana esculenta*. (*Palerme*).
1878. Claus. Ueber *Halistemma tergestinum* n. sp. Untersuchungen über *Charybdea marsupialis*. (*Arbeiten aus d. Zool. Institut Wien*, I).
1885. Drasche (von). Beiträge zur feineren Anatomie der Polychaeten. II. Anatomie von *Owenia fusiformis*. (*Wien*).
1894. Drasch. Der Bau der Giftdrüsen des gefleckten Salamanders. (*Arch. f. Anat. u. Entw.*, II, 3-4).
1869. Eberth. Untersuchungen über die normale und pathologische Anatomie der Froschhaut. (*Leipzig*).
1900. Eisen. The Spermatogenesis of Batrachoseps (*Journ. of Morphology*, XVII).
1872. Engelmann. Die Hautdrüsen des Frosches. (*Arch. f. d. ges. Physiol.*, V).
1881. Engelmann. Ueber den faserigen Bau der contractilen Substanzen etc. (*Arch. f. die ges. Phys.*, XXV).
1896. Fananas. Terminacion de los tubos secretorios de las glandulas sudoriparas (*Rev. trim. micr.*, I).
1881. Ficatier. Etude anatomique des glandes sudoripares. (*Thèse. Paris*).
1878. Flemming. Ueber Formen und Bedeutung der organischen Muskelzellen. (*Zeitschr. f. wiss. Zool.*, XXX).
1887. Fraipont. Le genre *Polygordius*. (*Fauna and Flora Neapel*).
1875. Frédéricq. Génération et structure du tissu musculaire. (*Mém. cour. de l'Acad. des Sc. de Belgique*).
1895. Gabrielidès. Recherches sur l'embryogénie et l'anatomie comparée de l'angle de la chambre antérieure chez le Poulet et chez l'Homme. Muscle dilatateur de la pupille (*Thèse. Paris*).
1898. Gilson. Recherches sur les cellules sécrétantes. III. Cellules musculo-glandulaires. Paroi du corps et fonction excrétoire de l'*Owenia*. (*La Cellule*, XIV).
1901. Godlewski. Ueber die Entwicklung des quergestreiften muskulösen Gewebes. (*Bull. intern. Acad. Sc. Cracovie, Avril*).
1902. Godlewski. Die Entwicklung des Skelet-und Herzmuskelgewebes der Saügethiere (*Arch. f. mikr. Anat.* LX).
1890. Griffiths. Observations on the fonctions of the prostate gland in man and the lower animals.
1892. Griffiths. Observations on the anatomy of the prostate (*Journ. of Anat. and Phys.*, XXIII).
1876. Grobben. Ueber *Podocoryne carnea*. (*Sitz. d. K. Akad. d. Wiss. Wien*, LXXII).

1698. GRUNERT. Der Dilatator pupillae des Menschen. (*Arch. f. Augenheilkunde*, XXXVI).
1898. GRYNFELLT. Sur le développement du muscle dilatateur de la pupille chez le Lapin (*C. r. Acad. Sciences*).
1899. GRYNFELLT. Le muscle dilatateur de la pupille chez les Mammifères. (*Thèse de Montpellier*).
1882. HAMANN. Organismus der Hydroid-Polypen. (*Iena*).
1900. HEERFORDT. Studien über den Musculus dilatator pupillae samt Angabe von gemeinschaftlichen Kennzeichen einiger Fälle epithelialer Muskulatur. (*Anat. Hefte*, H. XLVI).
1892. HEIDENHAIN. Ueber Kern und Protoplasma (*Festschrift für Kölliker*).
1893. HEIDENHAIN. Ueber die Hautdrüsen der Amphibien. (*Sizt. d. phys.-med. Ges. Würzburg*).
1893. HEIDENHAIN. Ueber das Vorkommen von Intercellularbrücken zwischen glatten Muskelfasern und Epithelzellen des aüsseren Keimblattes etc. (*Anat. Auzeiger*).
1899. HEIDENHAIN. Struktur der kontraktilen Materie. I^e Abschnitt. (*Ergebn. d. Anat. und Entw.*, VIII).
1899 *a*. HEIDENHAIN. Beiträge zur Aufklärung des wahren Wesens der faserförmigen Differenzirung (*Anat. Anzeiger*, XVI).
1901. HEIDENHAIN. Ueber die Struktur des menschlichen Herzmuskels. (*Anat. Anzeiger*, XX).
1902. HEIDENHAIN. Struktur der kontraktilen Materie. IIe. Abschnitt (*Ergebn. d. Anat. und Entw.*, X).
1902 *a*. HEIDENHAIN. Das Protoplasma und die contractilen Fibrillärstructuren. (*Anat. Anzeiger*, XXI).
1902 *b*. HEIDENHAIN. Weitere Beiträge zur Beleuchtung des genetischen Verhältnisses zwischen molecularer und histologischer Structur. (*Anat. Anzeiger*, XXI).
1874. HEINOLD. Ueber die Knaüeldrüsen des Menschen. (*Arch. f. path. Anat.*, VIII).
1866. HENLE. Handbuch der systematischen Anatomie des Menschen. II.
1866. HENLE. Allgemeine Anatomie (*Leipzig*).
HENLE. Jahresbericht für 1859 und für 1862.
1856. HENSCHE. Ueber die Drüsen und glatten Muskeln in der Haut von *Rana temporaria*. (*Zeitschr. f. wiss. Zool.*, V).
1868. HENSEN. Ueber ein neues Strukturverhältniss der quergestreiften Muskelfaser. (*Arbeiten des Kieler physiol. Inst.*).
1880. HERRMANN (G.). Contribution à l'étude des glandes sudoripares. (*Gaz. Médicale Paris*, 1880).
1878. HERTWIG (O. u. R). Der Organismus der Medusen und seine Stellung zur Keimblättertheorie. (*Iena*).
1879. HERTWIG (O). Ueber die Musculatur der Cœlenteraten. (*Sitz. d. Gesellsch. f. Naturw. u. Medicin. Iena*).

1881-1882. HERTWIG (O. u. R.) Die Cœlomtheorie. (*Iena* et *Jenaische Zeitschr. f. Naturw.*, XV).

1896. HERTWIG (O.). Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte, des Menschen und der Wirbelthiere. 5e Aufl. (*Iena*).

1901. HERZOG. Ueber die Entwicklung der Binnenmuskulatur des Auges (*Zeitschr. f. Augenheilk.* VII., et *Arch. f. mikr. Anat.*, LX).

1875. HORSCHELMANN. Anatomische Untersuchungen über die Schweissdrüsen des Menschen (*Inaug. Diss. Dorpat*).

1874. IWANOFF. Handbuch der gesammten Augenheilkunde von Graefe und Saemisch, I.

1886. IWANOF. Traité d'ophthalmologie de de Wecker et Landolt. (*Paris*).

1871. IWANOFF UND JEROPHEEFF. (in *Stricker's Handbuch*).

1882. JICKELI. Der Bau der Hydroidpolypen. (*Morph. Jahrbuch*, VIII).

1894. JULER. (*Transactions of the 8e intern. Congress Edinburgh*).

1896. JUNIUS. Ueber die Hautdrüsen des Frosches. (*Arch. f. mikr. Anat.*, XLVII).

1872. KLEINENBERG. *Hydra*, eine anatomisch-entwicklungsgeschichtliche Untersuchung. (*Leipzig*).

1878. KLING. Muskelepithelien bei Anthozoen. (*Morph. Jahrbüch.*, IV).

1850. KÖLLIKER. Mikroskopische Anatomie oder Gewebelehre des Menschen. (*Leipzig*).

1889. KÖLLIKER. Handbuch der Gewebelehre des Menschen. VIe. Auflage (*Leipzig*).

1897. KÖLLIKER. Ueber den Dilatator pupillae (*Anat. Anzeiger.*, XIV).

1898. KOLOSSOW. Eine Untersuchungsmethode der Epithelien, besonders der Drüsenepithelien. (*Arch. f. mikr. Anat.*, LII).

1884. KOROTNEFF. Zur Histologie der Siphonophoren. (*Mitth. der Zool. Stat. Neapel*, V).

1869. KRAUSE (W). Ueber den Bau der quergestreiften Muskelfasern, I, II. (*Henle u. Pfeiffer Göttinger Nachrichten*, XXXIII, XXXIV).

1872. KÜNCKEL D'HERCULAIS. Sur le développement des fibres musculaires striées chez les Insectes. (*C. r. Acad. Sc.*, LXXV).

1896. KUPFFER. Ueber Energiden und paraplastische Bildungen. (*Rektoratsrede*).

1894-1895. LACROIX. De l'existence de « cellules en panier » dans l'acinus et les conduits excréteurs de la glande mammaire. (*C. r. Acad. Sciences*, 1894) ; et : De l'existence de « cellules en panier » dans la glande de Harder. (*Lyon médical*, 1895).

1876. LEYDIG. Ueber die allgemeinen Bedeckungen der Amphibien. (*Arch. mikr. Anat.*, XII).

1876. LEYDIG. Die Hautdecke und Hautsinnesorgane der Urodelen. (*Morph. Jahrbuch*, II).

1883. LEYDIG. Untersuchungen zur Anatomie und Histologie der Tiere.

1892. MAAS. Ueber Bau und Entwicklung der Cuninenknospen. (*Zool. Jahrbücher*, V).

1901-1902. Marceau. Recherches sur l'histologie et le développement comparés des fibres de Purkinje et des fibres cardiaques. (*C. r. Soc. Biologie* 1901 et *Thèse Nancy* 1902).

1896. Marchesini und Ferrari. Untersuchungen über die glatte und die gestreifte Muskelfaser. (*Anat. Anzeiger*, XI).

1889. Margo. Neue Untersungen über die Entwicklung, das Wachsthum, die Neubildung und den feineren Bau der Muskelfasern. (*Sitz. d. K. Akad. Wien*, XXXVI).

1882. Martin (H). Recherches sur la structure de la fibre musculaire striée et sur les analogies de structure et de fonction entre le tissu musculaire et les cellules à bâtonnets (protoplasma strié). (*Arch. de physiol. norm. et path.*).

1894. Maurer. Die Elemente der Rumpfmusculatur bei Cyclostomen und höheren Wirbelthieren. (*Morph. Jahrbuch*, XXI).

1868. Merkel. Der « Dilatator Pupillae » (*Zeitschr. f. rationelle Medic.* 3e S., XXXIV).

1872. Merkel. Der quergestreifte Muskel. I. Das primitive Muskelelement der Arthropoden. (*Arch. f. mikr. Anat.*, VIII).

1873. Merkel. Die Musculatur der menschlichen Iris. (*Rostock*).

1888. Mingazzini (P). Sul preteso reticolato plastinico della fibra muscolare striata. (*Boll. d. Soc. di Natur. Napoli*, II, fasc. 1).

1901. Miyake. Ein Beitrag zur Anatomie des Musculus dilatator pupillae bei den Saügethieren. (*Stuber, Würzburg*).

1889. Motta-Coco. Genesi della fibre muscolari striate. (*Boll. d. Soc. di Natur. Napoli*, XIII).

1893. Nicoglu. Ueber die Hautdrüsen der Amphibien. (*Diss. Würzburg*, et *Zeitschr. f. wiss. Zoologie*, LVI).

1901. Nussbaum. Die Entwicklung der Binnenmuskeln des Auges der Wirbeltiere. (*Arch. f. mikr. Anat.*, LVIII).

1899. Ogneff. Professor Gilson's « Cellules musculo-glandulaires ». (*Biol. Centralblatt*, XIV).

1900. Phisalix (Mme). Recherches embryologiques, histologiques et physiologiques sur les glandes à venin de la Salamandre terrestre. (*C. r. Soc. Biologie* et *Thèse de Paris* 1900).

1892. Prenant. Recherches sur la paroi externe du limaçon des Mammifères etc. (*Intern. Monatsschr. f. Anat. u. Phys.*).

1898-1899. Prenant. Sur le protoplasma supérieur (archoplasme, kinoplasme, ergastoplasme); étude critique. (*Journ. de l'Anat. et de la Phys.*, XXXIV).

1889. Rabl (C.). Theorie des Mesoderms. (*Morph. Jahrbuch*, XV).

1879. Ranvier. Sur la structure des glandes sudoripares. (*C. r. Acad. Sciences*).

1880. Ranvier. Leçons d'anat. générale sur le système musculaire (*Paris*).

1884-1887. Ranvier. Le mécanisme des sécrétions. (*Journ. de micrographie*).

1882. RENAUT. Sur les cellules musculoïdes et neuroïdes de l'ectoderme. (*Arch. de physiologie*, IX).
1881. RETZIUS. Zur Kenntniss der quergestreiften Muskelfasern. (*Biol. Untersuchungen*).
1893. RETZIUS. Kleinere Mittheilungen etc. Ueber das Epithel des Sulcus spiralis cochleae. (*Biolog. Untersuchungen*, N. F., V).
1893. RETZIUS. Zur Kenntniss vom Bau der Iris. (*Biolog. Untersuchungen*, N. F., V).
1895. ROCHON-DUVIGNEAUD. Précis iconographique d'anatomie normale de l'œil. (*Paris*).
1883. ROHDE. Beiträge zur Kenntniss der Anatomie der Trematoden. (*Zool. Beiträge*, I).
1883. RHODE. Die Muskulatur der Chaetopoden. (*Ibid.* I et *Zool. Anzeiger*, n° 189).
1857. ROLLETT. Untersuchungen zur näheren Kenntniss des Baues der quergestreiften Muskeln. (*Sitz. d. K. Akad. Wien.*, XXIV).
1885. ROLLET. Untersuchungen über den Bau der quergestreiften Muskelfasern. (*Denkschr. d. Akad. Wien*, XLIX et LI).
1863. ROUGET. Sur les tissus contractiles et la contractilité. (*Journ. de Physiologie*, VI).
1891. ROULE. Sur le développement des fibres musculaires (*C. r. Acad. Sciences*, CXII).
1891. ROULE. Etude sur le développement et la structure du tissu musculaire. (*Thèse de Paris*).
1872. SACHS (C.). Die quergestreifte Muskelfaser. (*Arch. f. Anat. u. Phys.*).
1898. SCHAEPPI. Untersuchungen über das Nervensystem der Siphonophoren. (*Jenaische Zeitschr. f. Naturw.*, XXXII).
1890. SCHNEIDER (K. C.). Histologie von *Hydra fusca* etc. (*Arch. f. mikr. Anat.*, XXXV).
1892. SCHNEIDER. Einige histologische Befunde an Cœlenteraten. (*Jenaische Zeitschrift f. Naturw.*, XXVII).
1902. SCHNEIDER. Lehrbuch der vergleichenden Histologie der Tiere. (*Iena*).
1889. SCHULTZ (P.). Ueber die Giftdrüsen der Kröten und Salamander. (*Arch. f. mikr. Anat.* XXXIV).
1873. SCHULTZE. (Fr. E.). Ueber den Bau und die Entwicklung von *Cordylophora lacustris*. Allmann.
1875. SCHULTZE. Cuninenknospenähren im Magen von *Gergonia*. (*Mitth. naturw. Verein Steiermark. Graz*).
1839. SCHWANN. Mikroskopische Untersuchungen etc. (*Joh. Müller's Handbuch der Physiol.*, II).
1891. SEECK. Ueber die Hautdrüsen einiger Amphibien. (*Inaug. Diss. Dorpat*).
1860. STIEDA. Ueber den Bau der Froschhaut. (*Arch. f. Anat. und Phys.*).
1867. SZCZESNY. Beiträge zur Kenntniss der Structur der Froschhaut. (*Inaug. Diss. Dorpat*).

1901. SZILI. Zur Anatomie und Entwicklung der hinteren Irisschichten, mit besonderer Berücksichtigung des Musculus sphincter iridis des Menschen. (*Anat. Anzeiger*, XX), et : Beitrag zur Kenntniss der Anatomie und Entwicklung der hinteren Irisschichten. (*Arch. f. Ophthalmologie*, LIII).

1881. TARTUFERI. Le glandule di Moll, studiate nelle palpebre dell'uomo e degli altri mamiferi e comparate alle tubulari cutanee. (*Arch. per le Sc. Mediche*, IV).

1883. UNNA. Entwicklungsgeschichte und Anatomie der Haut. (*Ziemssen's Handbuch der Hautkrankheiten*).

1897. VIALLETON. Sur le muscle dilatateur de la pupille chez l'homme. (*Arch. d'anat. microsc.*, I).

1893. VOLLMER. Ein Beitrag zur Lehre von der Regeneration, speciell der Hautdrüsen der Amphibien. (*Arch. f. mikr. Anat.*, XLII).

1902. VRIES (W. M. de). Die Entwicklung des sogenauten M. dilatator pupillae des Menschen. (*Petrus Camper. Nederlandsche Bijdragen tot de anatomie*, I).

1863. WAGENER. Ueber die Muskelfasern der Evertebraten. (*Arch. f. Anat. u. Phys.*).

1869. WAGENER. Die Entwicklung der Muskelfaser (*Sitz. d. Gesellsch. Naturw. Marburg*).

1872. WAGENER. Ueber die quergestreiften Muskelfasern des Herzens. (*Ibid*).

1874. WAGENER. Ueber einige Erscheinungen an den Muskeln lebendiger *Corethra-plumicornis*-Larven. (*Arch. f. mikr. Anat.*, X).

1898. WEISS (O). Ueber die Hautdrüsen von *Bufo cinereus* (*Arch. f. mikr. Anat.*, LIII).

1900. WIDMARK. On musculus dilatator pupillae. (*Hygiea, Stockholm*).

1899. WILSON (CH.) Activities of Mesenchyme in certain Larvae. (*Zool. Bulletin*, II).

1898. ZIMMERMANN (K. W.). Beiträge zur Kenntniss einiger Drüsen und Epithelien. (*Arch. f. mikr. Anat.*, LII).

XVI

BIBLIOTHÈQUE DU LABORATOIRE ARAGO [1]

MÉMOIRES ET VOLUMES ISOLÉS

D (*Suite*)

DUBOSCQ (O.). — La glande venimeuse de la Scolopendre, Caen, 1894.

DUBOSCQ (O.). — Les glandes ventrales et la glande venimeuse de *Chetechœlyne vesuviana* Newp, Caen, 1895.

DUBOSCQ (O). — Sur la terminaison des nerfs sensitifs des Chilopodes, Grenoble, 1897.

[1] Voir *Notes et Revue* 1901, n°s 2, 4, 5, 1902, n°s 2, 3, 6, 7, et 1903, n° 1, 2.

Duchamp (G.). — Recherches anatomiques et physiologiques sur les Ligules, Paris, 1876.

Duchassaing de Fonbressin (P.) et J. Michelotti. — Mémoire sur les Coralliaires des Antilles, Turin, 1860.

Duchassaing de Fonbressin (P.) et G. Michelotti. — Spongiaires de la mer Caraïbe, Haarlem, 1864.

Duerden (J.-E.). — The *Edwardsia* stage of the Actinian *Lebrunia*, and the formation of the gastro-cœlomic cavity, London, 1899.

Duerden (J.-E.). — Jamaican Actiniariæ. *Stichodactylinæ* and *Zoantheæ*, Dublin, 1900.

Dufossé. — Recherches sur les bruits et les sons expressifs que font entendre les Poissons d'Europe et sur les organes producteurs de ces phénomènes acoustiques ainsi que sur les appareils de l'audition de plusieurs de ces animaux, Paris, 1874.

Duhamel-Dumonceau. — Dictionnaire de toutes les espèces de pêches (Encyclopédie méthodique). 2 vol., Paris, 1793.

Dujardin (F.). — Histoire naturelle des Zoophytes infusoires, Paris, avec un atlas, 1841.

Dujardin (F.). — Histoire naturelle des Helminthes ou Vers intestinaux, Paris, 1845.

Dujardin (F.) et (H.) Hupé. — Histoire naturelle des Zoophytes echinodermes, Paris, 1862.

Duméril (A.). — Description des Reptiles nouveaux ou imparfaitement connus de la collection du Muséum d'histoire naturelle, Paris.

Duméril (A.). — Observations sur la reproduction des Axolotes, Paris, 1866.

Duméril (C.). — Zoologie analytique ou méthode naturelle de classification des animaux, *Paris*, 1806.

Dumont-d'Urville (J.). — Voyage de la corvette « l'Astrolabe ». Récit du voyage. 5 vol., Paris, 1833.

Dumortier et van Beneden. — Histoire naturelle des Polypes composés d'eau douce, Bruxelles, 1842.

Dupuy (L'Abbé D.). — Essai sur les Mollusques terrestres et fluviatiles et leurs coquilles vivantes et fossiles du département du Gers, Paris, 1848.

Dupuy (D.). — Histoire naturelle des Mollusques terrestres et d'eau douce qui vivent en France, Paris, 1847-1852.

Durand de Gros (J.-P.). — Les Origines animales de l'homme, Paris, 1871.

Dutilleul (G.). — Essai comparatif sur les organes copulateurs et leurs annexes dans les genres *Helix* et *Zonites*, Paris, 1886.

Duval (M.). — Atlas d'embryologie, Paris, 1889.

Duval (M.). — Le placenta des Rongeurs, avec un atlas, Paris, 1892.

Duval (M.). — Pathogénie générale de l'embryon, tératogénie, 1895.

Duval (M.). — Les monstres par défaut et les monstres par excès de fécondation, Paris, 1895.

Duval (M.). — Le placenta des Carnassiers, avec un atlas, Paris, 1895.

Duval (M.).— Études sur l'embryologie des Cheiroptères. I. L'ovule, la gastrula, le blastoderme et l'origine des annexes chez le Murin, Paris, 1899.

E

Edwards (C.-L.). — The physiological zero and the index of development for the egg of the domestic Fowl, *Gallus domesticus*, 1902.

Egger (E.). — Ein Fall von Regeneration einer Extremität bei Reptilien, Wiesbaden.

Ehlers (E.). — Die Borstenwürmer, Leipzig, 1864-1868.

Ehlers (E.).— *Aulorhipis elegans*, eine neue Spongienform, Leipzig, 1870.

Ehlers (E.). — Entwicklung des *Syngamus trachealis*, Erlangen, 1871.

Ehlers (E.). — *Lamna cornubica* (L. Gm.) an der ostfriesischen Küste, Göttingen, 1886.

Ehlers (E.). — Zur Morphologie der Bryozoen, Göttingen, 1893.

Ehlers (E.). — Ueber *Lepidosiren paradoxa* und *articulata* aus Paraguay, Göttingen, 1894.

Ehlers (E.).— Zur Kenntnis der Eingeweide von *Lepidosiren*. Vorläufige Mittheilung, Göttingen, 1895.

Ehlers (E.). — Zur Kenntnis der ostafrikanischen Borstenwürmer, Göttingen, 1897.

Ehlers (E.). — Ueber Palolo (*Eunice viridis* Gr.), Göttingen, 1898.

Ehlers (E). — Magellanische Anneliden gesammelt während der schwedischen Expedition nach den Magellansländern, Göttigen, 1900.

Ehrenbaum (E.). — Zur Naturgeschichte von *Crangon vulgaris* Fabr, Berlin, 1890.

Ehrenbaum (E.). — Beiträge zur Naturgeschichte einiger Elbfische, Kiel, 1894.

Ehrenbaum (E.). — Der Helgolander Hummer, Kiel, 1894.

Ehrenberg (C. G.). Die Corallenthiere des rothen Meeres, Berlin, 1834.

Ehrenberg (C. G.). — Über die seit 27 Jahren noch wohl erhaltenen Organisations-Präparate des mikroskopischen Lebens, Berlin, 1862.

Eighteenth annual report of the Fishery Board for Scotland being for the year 1899. Scientific Investigations, Glascow, 1900.

Paru le 20 Juillet 1903.

Les directeurs :
G. Pruvot et E.-G. Racovitza.

Le gérant : Charles Schleicher.

Eug. MORIEU, Imp.-Grav., 140, Boul. Raspail. Paris (6e) — Téléphone : 704-75

ARCHIVES

DE

ZOOLOGIE EXPÉRIMENTALE ET GÉNÉRALE

FONDÉES PAR

H. DE LACAZE-DUTHIERS

PUBLIÉES SOUS LA DIRECTION DE

G. PRUVOT
Chargé de Cours à la Sorbonne
Directeur du Laboratoire Arago

ET

E. G. RACOVITZA
Docteur ès sciences
Sous-Directeur du Laboratoire Arago

4e SÉRIE, T. I. NOTES ET REVUE 1903. N° 6

XVII

NOTE SUR LE DÉVELOPPEMENT DES GRÉGARINES STYLORHYNCHIDES ET STÉNOPHORIDES

par L. Léger et O. Duboscq

Dans nos recherches sur le développement des Grégarines des Trachéates (**1902**) nous avons laissé certains points en suspens, faute de matériaux ou à la suite de difficultés techniques. Ainsi, nous n'avions pu suivre la transformation des jeunes stades de *Stylorynchus* en Grégarines à 3 segments et nous avions dû passer sous silence les relations très particulières des Grégarines des Diplopodes avec l'épithélium de leurs hôtes, sur lesquelles nous avions attiré l'attention dans une note ancienne (**1900**). Nous résumerons ici les résultats de recherches nouvelles qui combleront en partie ces lacunes.

I

Stylorhynchus longicollis F. St.

Développement. — Les stades de début du *Stylorhynchus longicollis* F. St. sont bien conformes à notre première description. Les

sporozoïtes (a, fig. 1) après avoir erré un temps plus ou moins long (parfois plus de 15 jours) à la surface de l'épithélium intestinal, se piquent, le rostre en avant, dans le cytoplasme d'une cellule épithéliale, de telle sorte que la plus grande partie du corps, contenant le noyau, reste extracellulaire et seulement enfouie dans les cils immobiles de la brosse cuticulaire. Puis le rostre s'allonge en une racine hyaline (b, fig. 1) qui se rétracte par la suite, car dès le troisième jour après la fixation, elle est condensée en une petite boule assez vivement colorable que nous appellerons l'*épimérite transitoire* (c, d, fig. 1). Cet épimérite transitoire s'atrophie en effet

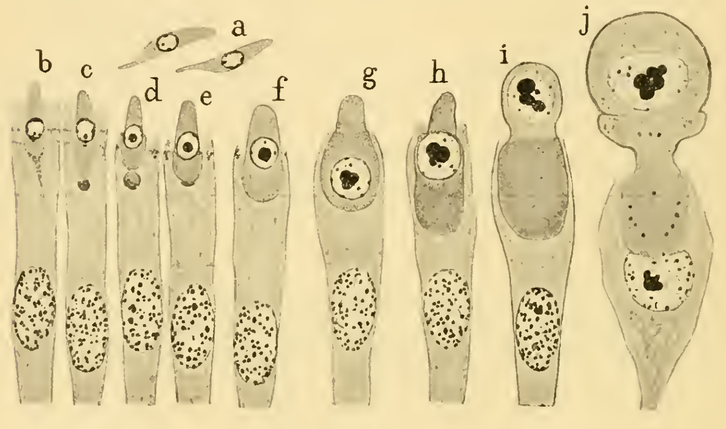


Fig. 1.

Fig. 1. — *Stylorhynchus longicollis* F. St. *a*, sporozoïtes. *b. c. d... j*, évolution du céphalin.

peu à peu pendant que la Grégarine, en grossissant, prend de plus en plus la forme d'un petit œuf dont le gros bout est plongé dans la cellule, tandis que le bout pointu reste extracellulaire (e, f, fig. 1).

Après la disparition de ce premier épimérite, un nouvel épimérite se constitue par une différenciation de la partie antérieure du parasite qui s'enfonce dans la cellule pour s'y fixer plus solidement. Le cytoplasme de cette portion intracellulaire devient très dense, se charge d'une substance chromophile et est plus ou moins limité par une constriction, et plus tard par un plissement simulant une cloison. Le nouvel épimérite s'accroît ensuite rapidement jusqu'à occuper toute la largeur de la cellule et le noyau se rend dans cette portion intracellulaire qui est le siège d'une nutrition intense. Un nouveau plissement circulaire du tégument se dessine alors au

dessus du premier qui a disparu. Et ce plissement simule une double cloison séparant une partie distale courte, à cytoplasme clair et extracellulaire, de la partie intracellulaire beaucoup plus considérable, globuleuse et dont le cytoplasme à grains fins est très dense.

A ce stade (g, fig. 1) le noyau a une membrane achromatique : le karyosome est gros et commence à bourgeonner des karyosomes secondaires tandis que la chromatine est devenue rare. Le noyau semble émettre de nombreux grains chromatiques durant son séjour dans le cytoplasme épiméritique, qui continue d'être vivement colorable.

A un stade suivant, la partie extracellulaire commence à croître et à se dilater (h, fig. 1). Les plis qui simulaient des cloisons s'effacent comme si le parasite se dévaginait, et le noyau qui a grossi en multipliant ses karyosomes est repoussé dans la partie distale (i, fig. 1). Cette partie distale reste toujours plus claire et sa paroi se montre très souvent plissée sur les pièces fixées, tandis que celle de l'épimérite est tendue sous la pression d'un cytoplasme dense.

Désormais, la partie distale s'accroîtra rapidement en contenant toujours le noyau. L'épimérite est complètement individualisé et une cloison apparaît délimitant un protomérite et un deutomérite : la jeune Grégarine a dès lors acquis la morphologie définitive du céphalin (j, fig. 1).

Rapports de la Grégarine avec l'épithélium. — Le *Stylorhynchus* durant toute son évolution est morphologiquement extracellulaire, c'est-à-dire que, s'il s'enfonce progressivement dans l'épithélium, ce n'est qu'après destruction de la partie supérieure de la cellule qu'il parasite. Durant les premiers stades caractérisés par la présence de l'épimérite transitoire, le plateau n'est altéré qu'au point d'implantation de la jeune Grégarine. Il se forme autour de ce point une *réaction de tassement* remarquable par la présence fréquente de grains chromatiques. Puis, la surface de la cellule étant de plus en plus altérée, le parasite s'enfonce dans l'épithélium tout en restant superficiel par rapport à la cellule-hôte. C'est alors que s'effectue la migration du noyau.

Après la formation de l'épimérite définitif, la Grégarine croît rapidement, déterminant l'hypertrophie excessive de la cellule-hôte en se nourrissant à ses dépens. Cette cellule parasitée devient très

claire comme si son cytoplasme se chargeait de liquide et elle perd sa relation avec la basale. Son noyau s'hypertrophie parallèlement et les grains chromatiques diminuant de nombre et de grosseur, sont espacés sur le réseau de linine et se rassemblent autour du nucléole qui de très petit devient très gros en paraissant les absorber (rassemblement nucléolaire). La cellule semble sucée par l'épimérite dont la surface amœboïde est en contact intime avec le cytoplasme et même avec le noyau qui, en certains cas, semble aspiré comme par une ventouse. Dans la suite, cellule et noyau s'atrophient peu à peu.

Chez *Stylorhynchus oblongatus* Hamm. de l'Olocrate, où nous avons retrouvé la même évolution du parasite, les altérations de la cellule-hôte sont un peu différentes d'aspect. La réaction a pour conséquence l'hypertrophie mais la cellule parasitée au lieu de quitter la basale s'étale sur cette membrane. Le noyau est également attiré vers l'épimérite qu'il coiffe en se déprimant; la dépression s'accentuant, il se fragmente et la cellule-hôte hypertrophiée peut ainsi contenir plusieurs noyaux. Cette réaction épithéliale est à rapprocher de la crypte pathologique qui coiffe l'épimérite de *Gregarina Davini*, crypte où nous n'avons jamais vu de mitoses et qui a peut-être une origine analogue.

Ce qu'il faut surtout retenir de ces recherches, c'est la curieuse migration du noyau de la jeune Grégarine qui, d'abord distal dans les très jeunes stades, gagne ensuite la partie antérieure ou proximale pour redevenir finalement distal.

Nous tenons à rappeler ici que la seconde phase de ce processus (phase à noyau proximal ou intraépiméritique) dont nous n'avons pas parlé dans notre premier mémoire parce que nos infections expérimentales n'étaient pas assez avancées pour nous permettre de l'observer, n'avait pas échappé à Schneider (1884) qui l'a décrite avec une grande précision ; mais on sait qu'il la considérait comme la suite naturelle de ses stades intracellulaires qui, en réalité, ne sont que des boules de sécrétion à chromatine. Nous venons de montrer que cette phase succède en réalité aux premiers stades de sporozoïtes, fixés, extracellulaires, et à noyau distal, de sorte que, au cours de ce curieux développement que nous avons maintenant suivi complètement, la Grégarine ne perd jamais contact avec la lumière intestinale et par conséquent n'est jamais entièrement intracellulaire.

On doit désormais se demander si cette migration nucléaire qu'on observe dans les jeunes stades de *Stylorhynchus* se retrouve chez les autres Polycystidées. Nous avons repris nos anciennes préparations de Grégarinides, Actinocéphalides et Ptérocéphalides et sur aucune d'elles nous n'avons pu la rencontrer. Toutefois Berndt (1903) paraît l'avoir vue chez *Gregarina polymorpha* Hamm. et ses observations méritent d'attirer l'attention d'autant plus que celles de Schneider (1885) sur *Gamocystis* et *Pileocephalus* ne prêtent pas au doute. Il ne faut pourtant pas s'empresser de généraliser car nous sommes absolument convaincus qu'une telle migration du noyau n'existe pas au cours du développement des *Dactylophoridae*.

II

Stenophora des Diplopodes

Les *Stenophora* (= *Stenocephalus*) qui, comme on le sait, sont caractéristiques des Myriapodes diplopodes, affectent avec l'épithélium intestinal de leur hôte des rapports bien différents de ceux des autres Polycystidées.

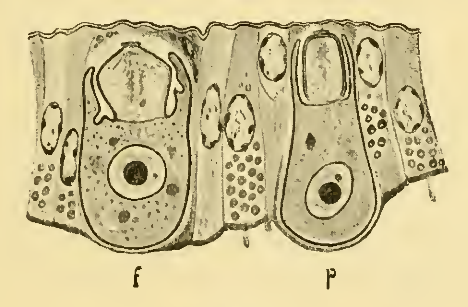


Fig. 2.

Fig. 2. — Coupe transversale de l'intestin de *Blaniulus hirsutus* Brölemann montrant deux *Stenophora Brölemanni* Léger et Duboscq, dont l'un : *f* est vu de face et l'autre : *p* est vu de profil.

Déjà, nous avons signalé (1900) le cas de la Grégarine du Polyxène [1] dont les gros céphalins sont complètement intracellulaires. Il en est de même des jeunes stades ; les plus petits que nous ayons vus avaient déjà deux segments et ne différaient des stades plus avancés que par leur orientation qui est perpendiculaire à la basale selon la règle, tandis qu'en grandissant ils se couchent

[1] En raison de ses caractères morphologiques et de ses relations très spéciales avec l'épithélium intestinal de son hôte, nous ferons rentrer cette Grégarine, au moins provisoirement, dans le genre *Stenophora* en la désignant sous le nom de *Stenophora polyxeni*. n. sp.

sur cette basale comme le *Monocystis ascidiæ* (cf. SIEDLECKI 1901).

Les observations que nous avons faites sur les *Stenophora* des autres Diplopodes nous montrent des relations non moins étroites entre le parasite et l'épithélium intestinal de l'hôte.

Ainsi *Stenophora Brölemanni* Léger et Duboscq que nous avons rencontré chez plusieurs petits Diplopodes (*Blaniulus*, *Brachydesmus*, *Brachyiulus*) est toujours profondément enfoncé dans l'épithélium (fig. 2). Au-dessus de lui, une mince couche, qui paraît représenter les restes altérés du plateau cellulaire, le sépare de la lumière intestinale, ce qui nous porte à considérer cette Grégarine comme intracellulaire. D'autre part deux autres espèces de *Stenophora*, l'une parasite de *Craspedosoma Rawlinsii simile* Verh., l'autre parasite du *Iulus albipes* C. K. se rencontrent pareillement logés dans l'épithélium de l'hôte, et là les jeunes stades paraissent encore plus nettement intracellulaires. Toutefois nous ne voulons pas encore être absolument affirmatifs sur ce point, car l'épaisse couche cytoplasmique qui sépare le parasite de la lumière intestinale pourrait bien appartenir à une cellule voisine, la cellule-hôte étant complétement atrophiée. On ne voit, en effet, généralement comme restes du noyau de cette cellule-hôte, qu'un karyosome contenu dans une petite vésicule intimement appliquée contre l'épimérite dont elle paraît faire partie.

Par leur morphologie, par leurs sporocystes non enchaînés, ovoïdes, à tégument externe très lâche et surtout par leur situation intraépithéliale, les *Stenophora* s'écartent trop des *Gregarina* pour être maintenus dans la famille des Grégarinides. Ils méritent de constituer une famille spéciale que nous appellerons famille des *Stenophorides*.

Index Bibliographique

1902. BERNDT (A.). Beitrag zur Kenntnis der im Darme der Larve von *Tenebrio molitor* lebenden Gregarinen. (*Archiv f. Protistenkunde*, I).

1900. LÉGER (L.) et O. DUBOSCQ. Les Grégarines et l'épithélium intestinal. (*C.R. Ac. Sc.* CXXX).

1902. LÉGER (L). et O. DUBOSCQ. Les Grégarines et l'épithélium intestinal chez les Trachéates. (*Archives de parasitologie.* VI).

1884. SCHNEIDER (A.). Sur le développement du *Stylorhynchus longicollis.* (*Archives de Zool. Exp.* II. 2e série).

1885. Schneider (A.). Etudes sur le développement des Grégarines. (*Tabl. Zool.* I).

1901. Siedlecki (M.). Contribution à l'étude des changements cellulaires provoqués par les Grégarines. (*Archives d'Anat. microsc.* IV).

XVIII

SUR LA VARIATION DU REIN DANS LE GENRE *LEPADOGASTER*[1]

par Frédéric Guitel

Professeur adjoint à la Faculté des Sciences de Rennes.

4e note

Les recherches résumées dans la présente note s'étendent à cinq espèces des côtes de France les *Lepadogaster Wildenowii* Risso, *bimaculatus* Fleming, *Goüanii* Lacépède, *Candollii* Risso et *microcephalus* Brook.

I. Lepadogaster Wildenowii

Chez le *L. Wildenowii* les canalicules pelotonnés mésonéphrétiques sont disposés métamériquement et contrairement à ce qui a lieu chez les deux autres espèces qui en possèdent (*L. Goüanii* et *L. bimaculatus*) ils sont terminés par des glomérules de Malpighi. Le *L. Wildenowii* est par suite la seule des cinq espèces étudiées ici qui possède, outre les deux glomérules pronéphrétiques (présents dans les cinq espèces) des glomérules mésonéphrétiques.

Les canalicules contournés du *L. Wildenowii* présentent encore un caractère qu'on ne retrouve chez aucun des quatre autres Lepadogasters cités plus haut ; c'est la succession régulière de sections très nettement distinctes les unes des autres. Après une première section très courte et à lumière très étroite, faisant immédiatement suite à la capsule de Bowmann, en vient une seconde ayant une lumière d'un diamètre à peu près double. Le canalicule qui la constitue décrit un petit nombre de circonvolutions lâches pendant le trajet desquelles sa lumière ne subit que des variations de diamètre insignifiantes. A la suite de cette deuxième section en

[1] Travail fait au Laboratoire de Roscoff et à la Faculté des sciences de Rennes avec des matériaux envoyés par les stations zoologiques de Roscoff et de Banyuls-sur-mer.

vient une troisième à sinuosités très courtes et extrêmement nombreuses dont la lumière présente de brusques variations de diamètre parfois considérables. Dans les parties les plus étroites de cette section cette lumière est encore deux fois plus large que celle de la section précédente ; dans ses parties les plus dilatées elle atteint environ cinq fois le diamètre de cette dernière.

Enfin les pelotons mésonéphrétiques du *L. Wildenowii* se distinguent encore par leur identité dans les deux sexes ce qui n'est le cas ni pour ceux du *L. Goüanii* ni pour ceux du *L. bimaculatus*.

II. Lepadogaster bimaculatus

Dans une précédente note [1] en décrivant le rein du *L. bimaculatus*, qui possède lui aussi des pelotons métamériques mais dépourvus de glomérules de Malpighi, j'ai insisté sur le fait que le rein du mâle a dans cette espèce deux manières d'être fort différentes. Dans un cas, en effet, ses pelotons formés de canalicules à très petite lumière sont presque aussi réduits que ceux de la femelle, dans l'autre au contraire, la lumière des canalicules acquiert une beaucoup plus grande section, les pelotons qu'ils constituent deviennent géants, confluents et le mésonéphros prend par suite un très grand développement.

Les observations résumées dans la note de 1902 furent faites au mois de septembre. Sur les quinze mâles examinés neuf possédaient des reins à très petits pelotons comparables à ceux de la femelle, six seulement avaient de gros pelotons d'ailleurs fort inégalement hypertrophiés suivant les individus.

Au mois d'avril dernier j'ai pu fixer une nouvelle série de reins de la même espèce et j'ai constaté en premier lieu que tous les mâles adultes étudiés, au nombre de quinze cette fois encore, étaient porteurs de reins à pelotons mésonéphrétiques de grande dimension, et en outre que ces pelotons étaient encore beaucoup plus volumineux que chez les six individus disséqués en septembre.

L'espace me manque ici pour énumérer et comparer de nombreuses mensurations, je me bornerai à donner les quelques chiffres qui suivent. Dans la forme à pelotons très réduits comparables à ceux de la femelle le diamètre transversal des plus grands pelotons varie entre deux et quatre dixièmes de millimètre, dans les reins des

[1] Sur le rein des *Lepadogaster bimaculatus* et *microcephalus*. (*Bulletin de la Soc. scient. et méd. de l'Ouest*, tome XI, 1902).

six individus à grands canalicules ouverts en septembre cette dimension est comprise entre cinq et dix dixièmes de millimètre, enfin dans les mâles étudiés au mois d'avril elle atteint ordinairement vingt dixièmes, descend rarement à quinze, mais peut aller jusqu'à trente dixièmes de millimètre [1].

Cette variation énorme dans la dimension des pelotons du mésonephros (variation d'ailleurs subordonnée à celle de la lumière des canalicules qui les constituent) se produisant dans la même espèce et dans le même sexe semble assez extraordinaire. Cependant si l'on remarque que les deux formes de canalicules ont été observées l'une exclusivement en septembre, l'autre surtout en avril, on est amené tout naturellement à penser que la variation est ici périodique et liée à la fonction reproductrice.

Voici comment, dans cette hypothèse, peuvent s'interpréter les faits relatés plus haut. A la fin de septembre la saison de la reproduction est terminée pour le plus grand nombre des individus et les quelques mâles trouvés encore à cette époque possesseurs de reins à canalicules hypertrophiés étaient probablement des retardataires dont les pelotons déjà beaucoup diminués de volume continuaient à subir la régression qui n'aurait sans doute pas tardé beaucoup à leur faire reprendre leur volume normal en rapport avec la période d'inactivité sexuelle.

Au mois d'avril, au contraire, le *L. bimaculatus* est en pleine activité reproductrice, les adultes tant mâles que femelles ont tous leurs glandes sexuelles gonflées de produits mûrs. Or à cette époque tous les mâles aptes à la reproduction que j'ai ouverts avaient leurs canalicules mésonéphrétiques considérablement hypertrophiés. Il semble donc bien qu'il y ait là une étroite relation entre l'état des reins et celui de l'appareil reproducteur [2].

[1] Ces dimensions linéaires ne donnent pas une idée suffisante de la grande différence qui existe entre les diverses catégories de pelotons ; pour saisir exactement ces différences il faut comparer non ces dimensions mais leurs carrés.

[2] Le fait d'un changement anatomique survenant dans le rein du *L. bimaculatus* mâle à l'époque de l'activité sexuelle serait à rapprocher de l'intéressante découverte faite par Karl Möbius [Ueber die Eigenschaften und den Ursprung der Schleimfäden des Seestichlingsnestes (*Archiv. f. mik. Anatomie* **1885**)] sur le *Spinachia vulgaris*. On sait que chez le mâle de ce petit Poisson, à l'époque de la nidification, certaines cellules de ses canalicules rénaux changent de nature et sécrètent de la mucine qui s'accumule dans sa vessie urinaire. L'animal se sert de cette substance pour filer de petits cordons durcissant dans l'eau qui lui servent à réunir ensemble les plantes avec lesquelles il construit son nid. Chez le *L. bimaculatus* le rôle des pelotons rénaux hypertrophiés n'est sûrement pas le même que chez le *Spinachia* car ce petit Poisson, dont j'ai obtenu la ponte en captivité dépose ses œufs sous les coquilles vides et ceux-ci sont attachés à la coquille par l'intermédiaire d'un appareil fixateur filamenteux d'origine folliculaire analogue à celui qu'on rencontre chez beaucoup de Téléostéens.

III. Lepadogaster Goüanii

Comme les deux espèces précédentes le *L. Goüanii* possède des canalicules pelotonnés mésonéphrétiques disposés métamériquement mais dépourvus de glomérules (comme chez le *L. bimaculatus* mais non comme chez le *L. Wildenowii*), en outre, ces canalicules ayant chez la femelle une lumière beaucoup moins grande que chez le mâle, les pelotons qu'ils constituent acquièrent chez celui-ci un développement beaucoup plus grand que chez celle-là. Il en résulte que le mésonéphros du mâle est fortement lobulé tandis que le bord externe de celui de la femelle est seulement légèrement sinueux [1].

Mais ce qu'il y a d'intéressant ici c'est que les canalicules du mâle n'acquièrent leur grand développement que lorsque l'animal devient apte à la reproduction. Le *L. Goüanii* mâle dépasse rarement quatre-vingts millimètres de longueur, or, des individus mesurant quarante, quarante-deux et même quarante-quatre millimètres, ayant tous les caractères extérieurs de l'adulte ne possédaient cependant encore que des testicules rudimentaires et leurs canalicules métamériques, dont la lumière était aussi faible que chez la femelle, ne formaient que de très minimes pelotons aussi peu développés que chez celle-ci. Ce fait paraît bien être du même ordre que l'hypertrophie périodique des canalicules mésonéphrétiques du *L. bimaculatus* mâle. Je ne crois pas que les pelotons du *L. Goüanii* mâle une fois leur développement normal acquis subissent ultérieurement aucun changement de volume; je n'ai jamais rien observé de tel, mais il pourrait fort bien se faire qu'un changement peu considérable de cette nature m'ait échappé; car lorsque je poursuivais mes recherches sur le *L. Goüanii* mon attention n'avait pas encore été attirée par la relation qui semble lier l'état des reins du *L. bimaculatus* mâle à celui de ses glandes sexuelles.

IV. Lepadogaster Candollii et microcephalus

Les reins des cinq espèces dont il est question ici ont un certain nombre de caractères communs; les deux principaux de ces caractères sont : 1° la persistance du pronéphros consistant en une anse plus ou moins pelotonnée qui termine le canal segmentaire et

[1] Sur le rein du *Lepadogaster Goüanii*. (*Comptes-rendus de l'Académie des Sciences*, 25 juin 1900).

qui aboutit à une capsule de Bowmann d'origine cœlomique renfermant un glomérule géant de Malpighi parfaitement fontionnel; 2° la présence sur toute l'étendue du canal segmentaire *mésonéphrétique* de très nombreux canalicules arborescents orientés dans tous les azimuts au tour de ce canal, toujours privés de glomérules et plongeant dans un réseau veineux périphérique à larges mailles.

Les reins des *L. Candollii* et *microcephalus* diffèrent peu l'un de l'autre et ne se distinguent de ceux des trois espèces précédentes que par des caractères négatifs : ils possèdent bien entendu les deux caractères que nous venons d'indiquer mais leur mésonéphros manque totalement de canalicules contournés. Ces reins n'ont donc pour tout appareil glomérulaire et pour tout canalicule pelotonné que le glomérule et l'anse pronéphrétiques. Ces deux organes doivent évidemment suppléer les organes mésonéphrétiques correspondants absents ici [1].

Je n'ai pas tenté d'élucider cette délicate question. Je me suis borné à constater que le canal pelotonné qui constitue l'anse pronéphrétique possède comme tout canalicule rénal normalement constitué, un riche réseau capillaire en continuité avec les veines afférentes de son glomérule.

Chez le *L. Goüanii* le même réseau se retrouve mais, en outre, ses canicules pelotonnés mésonéphrétiques, quoique dépourvus de glomérules, sont, eux aussi entourés par un élégant et riche réseau de très fins capillaires [2].

*
* *

En résumé sur les cinq espèces étudiées une seule le *L. Wildenowii* possède des canalicules mésonéphrétiques composés de plusieurs sections très distinctes et pourvus de glomérules. En outre, les pelotons que forment ces canalicules sont identiques dans les deux sexes.

Deux espèces se distinguent par la possession de canalicules pelotonnés mésonéphrétiques privés de glomérules (*L. Goüanii* et *bimaculatus*).

[1] *Bulletin de la Société scientifique et médicale de l'Ouest*, tome X, 1901 et tome XI, 1902.

[2] En raison des difficultés que présente l'injection de ces réseaux capillaires pro- et mésonéphrétiques, je ne les ai recherchés que chez les *L. Candollii* et *Goüanii* qui atteignent une certaine taille ; mais il est bien probable qu'ils existent partout.

Deux autres manquent à la fois de canalicules et de glomérules mésonéphrétiques (*L. Candollii* et *microcephalus*).

A cette *variation spécifique* s'ajoute une *variation sexuelle* car les pelotons mésonéphrétiques peuvent être différents dans les deux sexes (*L. Goüanii* et *bimaculatus*).

Enfin chez une espèce au moins (*L. bimaculatus*) il existe, chez le mâle, une *variation saisonnière* liée à l'évolution périodique des glandes génitales [1].

REVUES CRITIQUES

XIX

QUESTIONS RELATIVES AUX CELLULES MUSCULAIRES [2]

par A. Prenant
Professeur à l'Université de Nancy

III. — Evolution de la substance musculaire

Après avoir étudié dans les articles précédents le développement ontogénétique de la cellule musculaire, depuis le myoblaste jusqu'à la fibre musculaire la plus parfaite, je crois intéressant d'examiner un autre développement, qu'on pourrait qualifier de phylogénétique, en excusant cette expression par la nécessité d'établir une distinction entre les deux points de vue. En face d'auteurs qui n'admettent pas qu'il y ait, pour ainsi dire, des états rudimentaires de la substance musculaire, qui pensent que la différenciation musculaire ne comporte pas de degrés, que la substance musculaire est ou n'est pas, il en est d'autres au contraire qui veulent trouver dans le protoplasme simplement contractile le point de départ de toute évolution musculaire, et dans la contractilité locale la manifestation imparfaite de la fonction musculaire. Les matériaux de la question sont d'une part les formations analogues aux fibrilles musculaires qu'on trouve chez les Unicellulaires, d'autre part certaines productions que présentent chez les Pluricellulaires des éléments autres que les cellules musculaires et auxquels on a décrit une structure voisine de celle de la substance musculaire. Il s'agira ensuite

[1] Cette dernière variation demande à être vérifiée par l'examen d'un plus grand nombre d'individus et surtout par celui d'animaux très éloignés de leur période d'activité sexuelle. Si cet examen obligeait à rejeter l'hypothèse d'une influence génitale il n'en subsisterait pas moins une *variation individuelle* n'existant que chez le mâle et tout à fait démesurée par rapport aux variations anatomiques qu'on a coutume d'observer chez des animaux de même sexe appartenant indiscutablement à la même espèce.

[2] Voir Notes et Revue, 1903, n° 3, 4 et 5.

de savoir si ces diverses formes peuvent servir d'étapes vers les formes plus parfaites qui sont de véritables éléments musculaires, et si la substance contractile peut être regardée comme l'état imparfait de la substance musculaire.

1° *Myonèmes des Protozoaires*

On a décrit, chez un grand nombre de Protozoaires et dans des régions variées du corps, des différenciations comparables à des formations musculaires, par leur forme et par leur structure. Celles qui ont la forme extérieure d'éléments musculaires se présentent sous l'aspect de fibrilles musculaires, et comme de véritables organes cellulaires du Protozoaire. A ces fibrilles on a donné le nom générique de *Myonèmes*, c'est-à-dire cordons musculaires, ou encore celui de « myophanes » (Haeckel). D'une façon générale, les fibrilles musculaires sont situées dans l'ectoplasme du corps, et dirigées tantôt selon l'axe principal de la cellule, tantôt perpendiculairement à cet axe ; parallèles les unes aux autres, et séparées par de faibles intervalles, elles dessinent à la surface du corps des stries tantôt longitudinales, tantôt transversales, que tout le monde a vues chez les Stentors, les Grégarines etc.

On connaît depuis longtemps par Stein (1867) et Lieberkühn chez quelques genres de Ciliés très contractiles (*Stentor, Bursaria, Prorodon, Spirostomum, Fabrea, Vorticellides*) qui peuvent changer de forme immédiatement, des bandes longitudinales méridiennes figurant à la surface du corps une élégante striation. Ces auteurs et après eux Engelmann (1875), Simroth (1875), Brauer (1885), Bütschli (1889), Schuberg (1891) ont reconnu que le plus souvent il y avait à la surface du corps deux sortes de bandes alternant régulièrement. Les unes, larges, saillantes à la manière de côtes « bandes larges » de Stein, « bandes côtières » (« Rippenstreifen » de Bütschli), colorées en bleu chez *Stentor caeruleus*, portent sur l'un de leurs bords une rangée de cils vibratiles. Les autres, claires, brillantes, déprimées en vallées étroites, ressemblent à des fibrilles (« fibrilles » de Lieberkühn, « bandes intermédiaires » [« Zwischenstreifen »] de Bütschli). Ce sont ces dernières bandes qui sont contractiles ; elles correspondent aux bandes, également contractiles, qu'on trouve chez d'autres Infusoires ; car les unes et les autres répondent aux sillons le long desquels se trouve la base d'implantation des cils. A leur niveau l'ectoplasme fait défaut, et il est remplacé par une tigelle, qui est le myonème. Chez les Vorticellides, l'ectoplasme du corps se divise, d'après Entz (1891), en deux couches. La couche interne est formée d'éléments particuliers, qui ont l'apparence de petites cellules et se composent chacun d'un corps arrondi (« cytophane ») et d'un grain central (« caryophane »). La couche superficielle est douée de contractilité et se compose de deux assises de myonèmes, comprenant chacune deux couches de fibrilles, l'une externe à fibrilles circulaires, l'autre interne à fibrilles longitudinales. La couche

circulaire externe est formée par une seule fibre héliçoïdale, qui couvre toute la surface du corps de ses tours très serrés et y dessine une fine striation transversale. La couche longitudinale externe est constituée par des fibrilles qui vont du pédoncule au bord du disque. Très incomplète, la couche circulaire externe n'existe qu'à la base de l'entonnoir et au bord libre de la collerette, où elle forme un sphincter. Quant à la couche longitudinale interne, elle est formée de fibrilles assez espacées, mais épaisses, qui se rassemblent en un faisceau se continuant dans le pédoncule. On peut isoler en partie les myonèmes (Engelmann, Simroth) sous forme de fibrilles distinctes, et on peut constater que ces fibrilles sont contractiles, car on les voit se raccourcir et s'épaissir lors de la contraction de l'animal. Les myonèmes sont susceptibles de rigidité cadavérique (obs. de Schurmayer (1890) chez *Carchesium*) et par suite

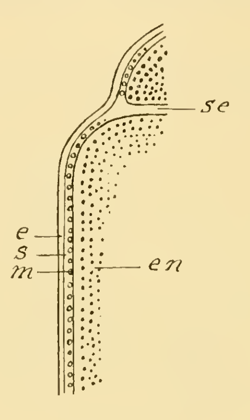


Fig. 1.

Fig. 1. — *Schéma de la coupe du corps chez une Grégarine,* d'après A. Schneider (1875). — *e*, épicyte. — *s*, sarcocyte. — *m*, myocyte ou couche striée, avec les myonèmes. — *en*. entocyte. — *se*, septum entre le protomérite et le deutomérite.

sont sans doute de nature myosique. C'est aux myonèmes que sont dus les changements brusques de forme, tandis que du reste de l'écorce protoplasmique de la cellule, qui est aussi doué de contractilité, dépendent les contractions lentes. D'après les observations d'Engelmann (1875), non seulement les myonèmes, mais aussi l'écorce contractile entière de l'animal sont doués de biréfringence ; il faut attribuer ce fait à ce que le protoplasma n'exécute de mouvements que dans un sens déterminé et que par conséquent sa structure est orientée selon une seule direction : condition reconnue par Engelmann pour nécessaire à la production de la biréfringence. Les myonèmes sont sans doute des formations très répandues parmi les Ciliés ; outre les Infusoires précités, on les a signalés par exemple chez *Ophryoscolex*, *Entodinium*, *Ophryoposthium* (Günther 1900).

Chez les Flagellés, les Euglènes par exemple, le corps est animé de contractions vermiformes que Khawkine (1886) a attribuées à des fibrilles longitudinales et circulaires situées dans l'ectoplasme, à des myonèmes par conséquent, donnant à l'animal un aspect strié.

Les Grégarines possèdent aussi des myonèmes, découverts par E. van Beneden (1871) dans la Grégarine géante du Homard. Ils sont contenus dans une couche spéciale, la plus profonde, de l'ectoplasme. On peut en effet, avec Aimé Schneider (1875, 1882, 1885, 1886), distinguer dans l'ectoplasme qui entoure la masse intérieure ou « entocyte », trois couches successives, qui sont de dehors en dedans : « l'épicyte » ou couche cuticulaire, souvent ornée de stries longitudinales et parallèles ; le « sarcocyte », couche amorphe contractile qui se prolonge dans le septum entre le protomérite et le deutomérite ; le « myocyte », ou couche striée, formé de baguettes contractiles, de myonèmes, dirigés

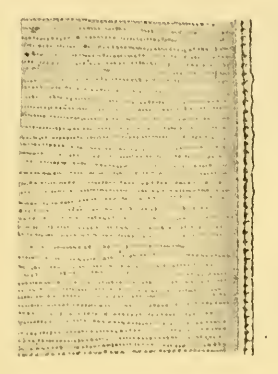


Fig. 2.

Fig. 2. — *Portion d'une Grégarine* (Monocystis porrecta) *montrant la striation transversale produite par les myonèmes.*

d'ordinaire transversalement (fig. 1). Les auteurs ne sont pas d'accord sur la place exacte de ces myonèmes, et il y a d'ailleurs de grandes variations à cet égard, comme Schneider l'a montré ; les myonèmes peuvent même faire défaut, le sercocyte existant seul en manquant à son tour. Les myonèmes sont en général dirigés transversalement (fig. 2), mais aussi disposés souvent en tours hélicoïdaux ou reliés entre eux par des anastomoses, de façon à figurer un réseau, qui se perd vers les extrémités de l'animal et qu'on ne trouve déjà plus sur le col de l'épimérite (Schneider, Léger 1892, 1896, 1900) ; parfois même ils sont longitudinaux, par exemple chez *Clepsidrina blattarum* (W. St. Marshall 1892-1893), *Selenidium* (Caullery et Mesnil 1899), *Platycystis* (Léger 1900). Les myonèmes des Grégarines sont de longues fibrilles, de section circulaire, très fines, ne mesurant guère qu'un μ de large, très nettes cependant

chez les *Monocystis* des Lombrics et chez le *Porospora* (*Gregarina*) *gigantea* du Homard. Elles se montrent striées transversalement, comme si elles étaient formées de disques superposés, ainsi que van Beneden (1871) l'a constaté le premier ; ou tout au moins paraissent-elles souvent formées de grains alignés en un filament monoliforme (fig. 2). Frenzel (1892) a décrit entre les myonèmes des séries transversales de granules qu'on ne doit pas confondre avec les fibrilles. Malgré la netteté et la structure des myonèmes, Engelmann (1875) n'a pu constater leur biréfringence. Les myonèmes sont détruits par l'acide acétique au quart (Frenzel). Il est possible que chaque fibrille soit contenue dans un canal propre. D'après les observations de Porter (1897), il existe entre les muscles et la cuticule une connexion de laquelle dépend la formation, à la surface de la Grégarine, de crêtes et de sillons d'autant plus marqués que la contraction est plus énergique. De l'avis presque unanime, les filaments ectoplasmiques des Grégarines sont bien des éléments contractiles. Frenzel (1892) a observé cependant qu'on ne les trouvait pas chez des espèces de Grégarines douées d'une grande contractilité. A. Schneider pense qu'ils forment un appareil de soutien. Eismond (1900) considère les myonèmes des Grégarines et les myonèmes en général comme les parties d'un cytosquelette du Protozoaire.

Paru le 5 Août 1903.

Les directeurs :
G. Pruvot et E.-G. Racovitza.

Le gérant : Charles Schleicher.

Eug. MORIEU, Imp.-Grav., 140, Boul. Raspail. Paris (6e) — Téléphone : 704-75

ARCHIVES

DE

ZOOLOGIE EXPÉRIMENTALE ET GÉNÉRALE

FONDÉES PAR

H. DE LACAZE-DUTHIERS

PUBLIÉES SOUS LA DIRECTION DE

G. PRUVOT
Chargé de Cours à la Sorbonne
Directeur du Laboratoire Arago

ET

E. G. RACOVITZA
Docteur ès sciences
Sous-Directeur du Laboratoire Arago

4e SÉRIE, T. I. NOTES ET REVUE 1903. N° 7

XX

SUR LE DÉTERMINISME CYTO-SEXUEL DES GAMÈTES. PÉRIODE DE DIFFÉRENCIATION SEXUELLE DANS LA GLANDE HERMAPHRODITE DE *LIMAX MAXIMUS*.

par P. Ancel
Docteur ès-sciences, Chef de Laboratoire à la Faculté de Médecine de Nancy.

Mon intention est de montrer dans cette note que, contrairement à l'opinion émise par Babor [1], ce sont les éléments mâles qui deviennent les premiers cytologiquement reconnaissables dans la glande génitale de *Limax maximus* et non pas les cellules femelles, ainsi que l'affirme cet auteur. Ce fait peut présenter, au sujet du déterminisme cyto-sexuel des gamètes, une certaine importance que je chercherai tout d'abord à mettre en évidence.

En étudiant le développement histogénétique de la glande her-

[1] Babor. Uber den Cyclus der Geschlechtsentwicklung der Stylommatophoren. (*Verhandlungen der deutschen zoologischen Gesellschaft*, 1894.)

maphrodite d'*Hélix pomatia*, je me suis aperçu que les trois espèces de cellules (mâle, femelle et nourricière) dérivées de l'épithélium germinatif n'apparaissent pas en même temps mais, qu'au contraire, on voit successivement se différencier des éléments mâles (cellules progerminatives mâles) puis des éléments nourriciers et enfin des cellules femelles. Lorsque les culs-de-sac glandulaires sont encore indifférents, une couche cellulaire à une seule assise les tapisse ; aux dépens de cette assise indifférente prennent naissance des éléments mâles qui se multiplient rapidement et envahissent la lumière des culs-de-sac. Pendant ce temps, l'assise cellulaire indifférente se reconstitue et se dispose suivant deux assises, l'une centrale et l'autre périphérique, qui entourent ainsi complètement le bloc cellulaire formé par les éléments mâles. L'assise centrale voit bientôt tous ses éléments se transformer en cellules nourricières et lorsque cette transformation est effectuée, un certain nombre des cellules de l'assise périphérique se transforment en cellules femelles. Lorsque ces différenciations sont effectuées, on trouve, dans chaque cul-de-sac glandulaire, au centre des éléments mâles, tout autour d'eux, formant une assise ininterrompue, des éléments nourriciers et en dehors de ces derniers, c'est-à-dire tout à fait contre la paroi du cul-de-sac glandulaire, des cellules femelles. Eléments mâles et femelles sont donc séparés les uns des autres par une véritable barrière nourricière, disposition qui persiste dans la glande génitale de l'animal adulte. La connaissance de ces faits, jointe à l'étude de quelques glandes unisexuées d'*Helix* et de glandes renfermant anormalement des éléments mâles à la place de quelques ovocytes, ou des ovocytes au milieu des cellules mâles, m'avaient entraîné à accorder, en ce qui concerne le déterminisme cyto-sexuel des gamètes, une influence prépondérante à l'époque d'apparition des éléments nourriciers. Je me basais principalement sur ce fait que les cellules mâles et femelles proviennent toutes d'éléments épithéliaux semblables, qu'elles subissent tout d'abord les mêmes transformations, qu'elles passent par un stade commun (c'est à l'élément épithélial, arrivé à la fin de la période des transformations communes, que j'ai donné le nom de cellule progerminative indifférente) et, qu'en outre, toutes les cellules épithéliales qui se transforment en éléments sexuels avant l'apparition des cellules nourricières deviennent mâles, tandis que toutes les cellules épithéliales qui se transforment en éléments

sexuels après l'apparition de ces mêmes cellules nourricières deviennent femelles.

D'après mes observations sur la glande génitale d'*Helix* la cellule sexuelle est donc, pendant un certain temps, indifférente ; elle est, à ce moment, susceptible d'évoluer dans le sens mâle ou dans le sens femelle. La présence d'éléments nourriciers dans son voisinage l'oriente dans le sens femelle ; l'absence de ces mêmes éléments est la cause indirecte de son orientation dans le sens mâle. Ces observations m'ont permis de comprendre l'hermaphrodisme glandulaire accidentel et d'en proposer une explication. J'ai montré que ma manière de voir était parfaitement d'accord avec l'existence de l'hermaphrodisme protandrique.

Pour que mon hypothèse ne soit en opposition avec aucun fait connu, je dois encore prouver que les observations d'hermaphrodisme protogynique ne la renversent pas. Si, dans les premières périodes du développement d'une glande génitale hermaphrodite, les cellules femelles prennent naissance avant les cellules mâles, quelle que soit d'ailleurs l'époque d'apparition des éléments nourriciers, mon hypothèse doit être rejetée. Mais y a-t-il des glandes génitales dans lesquelles les éléments sexuels apparaissent de cette façon ?

Les cas d'hermaphrodisme protogynique actuellement connus sont très peu nombreux. Ils appartiennent aux Salpes, à *Microstoma lineare* et à quelques espèces de Limaces. Les Salpes ayant des glandes génitales (ovaire et testicule) séparées ne peuvent s'opposer à ma manière de voir. En ce qui concerne *Microstoma lineare* dont la glande génitale est unique, on n'est pas renseigné sur les éléments qui apparaissent les premiers dans cette glande. Restent les Limaces étudiées par Babor. Pour cet auteur, dans la glande génitale de quelques espèces de Limaces, ce sont les cellules femelles qui apparaissent les premières, les éléments mâles ne se montrent que longtemps après. Mon hypothèse est insoutenable si ces faits sont exacts ; je vais chercher à démontrer qu'ils ne le sont pas. Voyons tout d'abord les observations de Babor.

Dans son travail, cet auteur rapporte un certain nombre d'observations faites chez les Stylommatophores et arrive à la conclusion suivante : « Chez la plupart des Limacidés, le développement génital se fait suivant un cycle de métamorphoses génitales successives.

Les animaux commencent par être unisexués, puis deviennent her-

maphrodites (ceci est vrai, au moins, pour la glande génitale); cet hermaphrodisme n'est pas la dernière phase qui puisse être franchie; les animaux peuvent, en effet, prendre un sexe différent de celui qu'ils ont commencé à avoir. » BABOR est particulièrement précis en ce qui concerne *Limax maximus*. « Cette espèce, dit-il, est indiscutablement protogyne comme *Agriolimax lævis ;* cependant les plus jeunes animaux ont déjà une ébauche de pénis; *la glande génitale, chez les jeunes animaux ne renferme que des œufs, jeunes ou murs, mélangés les uns aux autres* [1]. Lorsque les animaux ont atteint leur taille définitive, ils sont hermaphrodites et peuvent même devenir des mâles. »

J'ai vainement cherché dans le travail de BABOR des dessins histologiques venant à l'appui de ces assertions; je n'ai trouvé que des dessins reproduisant certains aspects macroscopiques des différentes parties de l'appareil génital.

En outre, on remarquera que l'auteur ne parle pas des éléments nourriciers; ceux-ci existent cependant dans la glande génitale de l'animal adulte. Lorsque j'aurai rappelé que *Limax maximus* est très-rapproché de mon objet d'étude (*Helix pomatia*) dans la classification zoologique, et que les processus décrits par BABOR sont non seulement très différents de ceux que j'ai observés chez *Helix* mais encore tout à fait spéciaux aux Limaces et sans analogie dans tout le règne animal, on comprendra qu'avant de rejeter l'hypothèse que j'ai antérieurement émise sur les causes du déterminisme cyto-sexuel des gamètes, j'aie voulu contrôler les résultats de cet auteur.

J'ai capturé des exemplaires adultes de *Limax maximus* dans le courant du mois d'août et les ai maintenus en captivité dans de la mousse humide.

Au mois de septembre, j'ai recueilli les pontes et élevé les jeunes dans les mêmes conditions. C'est sur ces jeunes animaux que j'ai fait mes observations.

Je ne rapporterai ici que les faits intéressant le déterminisme cyto-sexuel des gamètes.

JEUNE *LIMAX* SACRIFIÉE A LA FIN DU MOIS DE DÉCEMBRE. — Chez ce jeune animal, la glande génitale est constituée par quelques culs-de-sac. Comme chez un jeune *Helix pomatia* quelques jours après l'éclosion, ces culs-de-sac possèdent une vaste lumière. Leur paroi

[1] Ces mots ne sont pas soulignés dans le mémoire de BABOR.

est tapissée par une seule assise cellulaire composée d'éléments cubiques, plus ou moins aplatis, dont les noyaux présentant beaucoup d'avidité pour les matières colorantes et renferment de la chromatine condensée en blocs irréguliers. (Je n'ai pas représenté un de ces culs-de-sac, son aspect étant tout à fait semblable à celui que présente la figure 1 dans sa partie A).

JEUNE *LIMAX* SACRIFIÉE LE 15 JANVIER. — Nous retrouvons ici les culs-de-sac glandulaires avec leur assise périphérique mais, dans certains endroits, quelques-uns des éléments de cette assise deviennent plus volumineux, s'arrondissent et leurs noyaux, primitivement allongés, s'arrondissent eux aussi, les blocs chro-

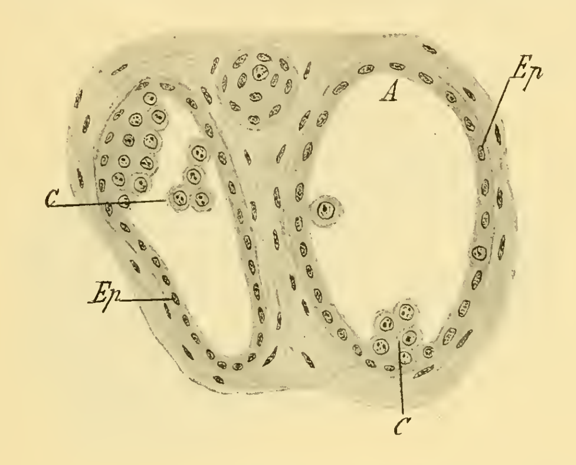


Fig. 1.

FIG. 1. — Deux culs-de-sac de la glande-génitale d'une jeune *Limax maximus* sacrifiée le 15 Janvier (obj. 4. ocul. 4 Reichert). Formol picrique. Laque ferrique d'hématoxyline, érythrosine. — *Ep*, épithélium germinatif. *C*, cellule mâle. *A*, partie du cul-de-sac encore indifférente.

matiques disparaissent et l'on ne trouve bientôt plus, dans le noyau, que quelques filaments chromatiques assez grêles et deux nucléoles nucléiniens de volume habituellement inégal. Dans d'autres points du même cul-de-sac la lumière est envahie par ces éléments arrondis, facilement reconnaissables à leur forme et à l'aspect de leur noyau. Un certain nombre d'entre eux font saillie dans la lumière et plusieurs sont en voie de division indirecte.

JEUNES *LIMAX* SACRIFIÉES AU DÉBUT DU MOIS DE MARS. — La lumière des culs-de-sac génitaux de ces animaux est presque complètement remplie par des éléments pédiculisés, possédant des noyaux

arrondis avec un ou deux nucléoles relativement volumineux, éléments absolument semblables à ceux que nous avons décrits dans la lumière glandulaire chez les Limaces moins âgées. Ce sont, comme je le montrerai plus loin, des éléments mâles. Les cellules de la couche périphérique ont augmenté de nombre par division indirecte et, dans le fond du cul-de-sac, elles sont disposées suivant deux assises : l'une périphérique et l'autre centrale. Les éléments de l'assise centrale se continuent directement avec les cellules qui, dans les parties plus superficielles du cul-de-sac, constituent l'assise non dédoublée à ce niveau. Les éléments de cette assise non dédoublée, ainsi que ceux de l'assise centrale du fond

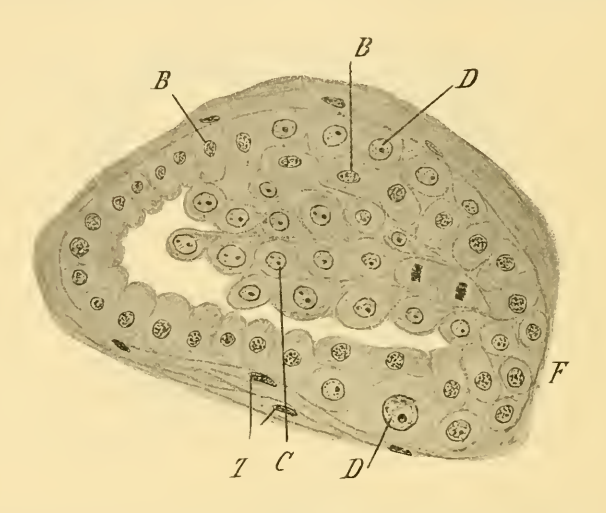


Fig. 2.

Fig. 2. — Cul-de-sac de la glande génitale d'une jeune *Limax maximus* sacrifiée au début du mois de Mars (obj. 8. ocul. 6. Reichert). Liquide de Flemming. Safranine, vert lumière. — *F*, fond du cul-de-sac. *C*, cellule-mâle. *B*, assise centrale. *D*, assise périphérique. *T*, noyaux de cellules conjonctives.

du cul-de-sac, ont augmenté de volume ; leur cytoplasme prend mal les colorants, ils sont devenus cylindriques tandis que leurs noyaux ont gardé l'aspect primitif, ce qui permet de les reconnaître facilement. L'assise périphérique du fond du cul-de-sac apparaît comme une formation surajoutée ; elle est, dans bien des cas, discontinue et les éléments qui la constituent sont arrondis, plus ou moins volumineux et possèdent un noyau semblable à celui des éléments mâles.

Dès ce moment, la glande génitale de *Limax maximus* possède les trois espèces de cellules que nous retrouverons chez l'adulte : des éléments mâles faisant saillie dans la lumière, tout autour d'eux une assise cellulaire formée par les éléments nourriciers et enfin, en dehors de ces derniers, entre eux et la paroi du cul-de-sac, des cellules sexuelles qui sont des éléments femelles.

L'examen de glandes génitales appartenant à des individus plus âgés démontre que les éléments que j'ai appelés mâles et femelles méritent bien ces qualificatifs.

Jeune *Limax* sacrifiée au milieu du mois de mars. — Les éléments qui encombrent la lumière sont, dans la glande génitale de cet animal, plus nombreux que chez le précédent mais ils possèdent tous un aspect semblable à celui que j'ai décrit. L'assise cellulaire qui les entoure (éléments nourriciers) s'est peu transformée ; dans le fond du cul-de-sac ses éléments constituants se sont plus ou moins aplatis et leur grand axe est devenu transversal.

Dans l'assise périphérique, au sein de laquelle se retrouvent les éléments arrondis signalés précédemment, on voit quelques-uns de ces éléments différer des autres par leur taille plus considérable. L'augmentation de volume a surtout porté sur le cytoplasme ; le noyau arrondi renferme des filaments chromatiques situés pour la plupart à la périphérie et un ou deux petits nucléoles parachromatiques. L'aspect tout spécial de ces éléments ne permet aucune hésitation ; ce sont des ovocytes de premier ordre en voie d'accroissement.

Jeune *Limax* sacrifiée au début du mois d'avril. — Nous avons représenté dans la figure 3 un des culs-de-sac vu en coupe de la glande génitale de cet animal. Dans la lumière (en *A*) nous trouvons en grand nombre les éléments mâles décrits dans les glandes précédentes. Immédiatement en dehors de ces éléments, nous voyons des cellules à cytoplasme plus clair, à noyau plus foncé et dans lesquelles la chromatine est condensée sous forme de blocs. Ce sont les éléments de l'assise centrale qui ont subi un aplatissement plus ou moins marqué. La hauteur de ces éléments, en continuité parfaite les uns avec les autres, augmente en allant du fond du cul-de-sac à la périphérie. En ce dernier point, nous les retrouvons semblables à ceux que nous avons étudiés dans les glandes d'animaux plus jeunes. En dehors de l'assise centrale,

nous ne voyons, dans ce dessin, que deux cellules appartenant à l'assise périphérique. Au premier coup d'œil on reconnaît des ovocytes en voie d'accroissement. Contrairement à ce que nous avons vu précédemment, on trouve ici, entre ces ovocytes et la paroi du cul-de-sac glandulaire, des cellules aplaties, absolument semblables à celles qui tapissent la face centrale des ovocytes. En un mot, l'ovocyte est complètement entouré de cellules aplaties ; il pos-

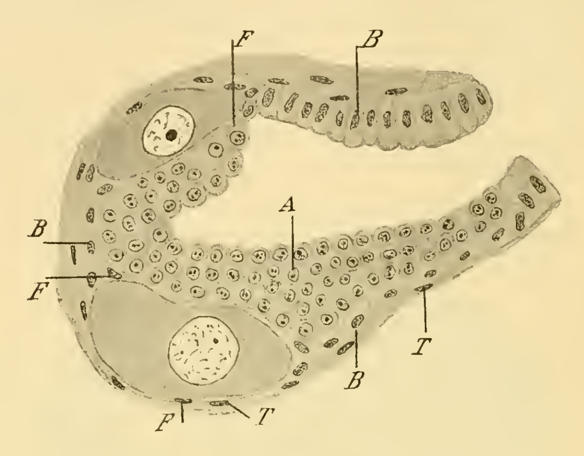


Fig. 3.

Fig. 3. — Cul-de-sac d'une jeune *Limax maximus* sacrifiée au début du mois d'Avril (obj. 8, ocul. 4 compens.) Formol picrique. Laque ferrique d'hématoxyline, érythrosine. — *A*, éléments mâles. *B*, assise centrale. *F*, cellules folliculaires. *Ov*, ovocyte. *T*, noyaux de cellules conjonctives.

sède un follicule. On remarquera que les éléments de ce follicule sont en continuité avec ceux de l'assise centrale.

L'étude d'un certain nombre de glandes génitales prises au cours du mois de Mars permet de comprendre ces dispositions nouvelles et de savoir quelle valeur il faut attribuer à chacune des cellules qui forment ce cul-de-sac génital. Cette étude montre que parmi les éléments de la couche périphérique, un assez grand nombre dégénère et disparait, tandis que les autres augmentent de volume. Au niveau de ces derniers, les cellules de l'assise centrale sont déprimées et s'aplatissent. Plusieurs d'entre elles se divisent indirectement et s'insinuent entre la paroi du cul-de-sac glandulaire et l'ovocyte nouvellement formé pour lui constituer un follicule. Celui-ci peut, en somme, être considéré comme un dédoublement secondaire de l'assise centrale (nourricière) au niveau des ovocytes.

Jeune *Limax* sacrifiée vers le milieu du mois de juin. — Les dispositions des éléments du cul-de-sac glandulaire sont semblables à celles qui existent chez l'animal précédent. Le seul fait sur lequel nous désirions appeler l'attention est la présence de nombreuses cellules en voie de division indirecte parmi les éléments qui sont situés dans la lumière et, en outre, la présence de cellules plus volumineuses, dans lesquelles il est facile de reconnaître des spermatocytes de premier ordre si on les compare à des éléments semblables existant dans la glande adulte. Nous sommes dès maintenant assurés que toutes les cellules situées dans la lumière du tube en dedans de l'assise nourricière sont des éléments mâles.

Les éléments mâles, femelles et nourriciers ont entre eux, dans la glande génitale de l'animal adulte, des rapports absolument semblables à ceux que nous venons de décrire.

Comme le montrent ces observations, les cellules qui constituent la glande génitale de *Limax maximus* peuvent être divisées en trois groupes : cellules mâles, femelles et nourricières. Les premiers représentants de ces différents groupes se forment aux dépens d'éléments épithéliaux indifférents, formant une assise unique et qu'il est impossible de différencier morphologiquement les uns des autres. En outre, l'apparition de ces cellules mâles, femelles et nourricières, se fait suivant trois périodes parfaitement distinctes et qui se succèdent de la façon suivante :

1° Apparition des éléments mâles.

2° Apparition des éléments nourriciers.

3° Apparition des cellules femelles.

Ces observations concordent parfaitement avec celles que j'ai réalisées chez *Helix pomatia* [1], elles s'opposent complètement à l'assertion de Babor. Cet auteur ne donnant aucun dessein histologique et ne décrivant aucun des stades qu'il a pu observer, la discussion de ses résultats est assez difficile ; cependant, la manière même dont Babor formule son assertion me semble suffisante pour

[1] Je n'insisterai pas plus longuement pour montrer combien les faits que je viens de décrire viennent à l'appui de la théorie que j'ai émise concernant le déterminisme cyto-sexuel des gamètes. Le lecteur trouvera les arguments que j'ai apportés pour la soutenir dans une note sur l'hermaphrodisme glandulaire accidentel publiée dans les *Archives de zoologie expérimentale, Notes et Revues, 1902* et dans mon travail sur la glande génitale d'*Helix* (*Archives de biologie*, t. XIX, 1902).

faire connaître la raison de notre divergence d'opinion. « La glande génitale chez les jeunes animaux, dit l'auteur, ne renferme que des œufs jeunes ou mûrs mélangés les uns aux autres. » Elle renferme à mon avis, des ovocytes plus ou moins développés, des cellules nourricières et des spermatogonies. Il est indiscutable que nous attribuons aux mêmes éléments une valeur différente, et que mes spermatogonies sont les jeunes œufs de Babor. L'expression « mélangés les uns aux autres », et le mutisme de Babor concernant les cellules nourricières, montrent bien que l'auteur n'a pas reconnu ces cellules nourricières, dont la connaissance est de toute nécessité pour comprendre les premiers phénomènes par lesquels se manifeste morphologiquement le déterminisme cyto-sexuel des gamètes. C'est, en effet, l'existence de ces cellules nourricières qui me permet de séparer au début les éléments mâles des cellules femelles. Connaissant l'existence de cette assise non sexuelle, il est facile de suivre l'évolution des éléments situés en dedans d'elle et de se rendre compte qu'ils se transforment tous en spermatocytes, puis en spermatides et spermatozoïdes. Il est non moins facile de suivre l'évolution des éléments situés en dehors de cette même assise et de voir qu'un certain nombre d'entre eux donnent naissance à des ovocytes et qu'aucun d'eux ne fournit d'éléments mâles. Si l'assise nourricière passe inaperçue, il n'est plus possible pour différencier les éléments mâles des cellules femelles que de s'appuyer sur des différences de constitution de ces éléments. Au début du développement, ce criterium me paraît fort incertain. Tout d'abord, la cellule épithéliale qui se transforme en cellule sexuelle (qu'elle soit destinée à devenir plus tard mâle ou femelle) subit pendant un certain temps des transformations absolument identiques, les divergences ne se traduisent plus tard que par des détails assez difficiles à mettre en lumière. Je suis arrivé à reconnaître ces premières divergences chez *Helix pomatia*, mais n'ai pu le faire chez *Limax maximus*. Chez *Limax*, les spermatogonies au repos paraissent absolument semblables aux très jeunes cellules femelles ; seules, les mitoses nombreuses qu'elles présentent pourraient permettre de les reconnaître.

En somme, Babor me paraît avoir pris les spermatogonies pour de jeunes ovocytes et cela faute d'avoir observé les éléments nourriciers. L'erreur était d'autant plus facile à faire dans ces conditions que les spermatogonies chez *Limax maximus* se contentent

d'augmenter de nombre pendant une très longue période et ne donnent naissance qu'assez tardivement à des spermatocytes. Chez *Helix*, au contraire, l'apparition des spermatocytes est moins tardive et l'erreur un peu plus difficile. Je rappellerai cependant qu'elle a été commise pour montrer que Babor a été victime de la tradition. Platner admettait, en effet, que chez *Helix*, les spermatogonies et les ovogonies sont intimement mélangées dans le cul-de-sac glandulaire et que rien ne permet de les différencier. Plus tard, les ovogonies émigreraient à la périphérie, puis augmenteraient de volume et se transformeraient en ovocytes, les spermatogonies, au contraire, se développeraient sur place. Cette opinion était si bien admise que Bolles Lee, désirant étudier la spermatogénèse chez *Helix*, délaissa l'étude des cellules mères de la lignée génitale mâle, craignant de les confondre avec les ovogonies. J'ai montré depuis que cette crainte était sans fondement.

En m'appuyant sur les observations que j'ai rapportées plus haut, il me semble pouvoir tirer de ce travail la conclusion suivante : les phénomènes qui se succèdent pendant la période de différenciation sexuelle dans la glande hermaphrodite de *Limax maximus* sont en complet accord avec l'hypothèse que j'ai émise sur les causes du déterminisme cyto-sexuel des gamètes, contrairement à ce que pouvait faire penser le travail de Babor. La glande hermaphrodite, dans laquelle les cellules femelles apparaissent avant les éléments mâles, reste encore à découvrir.

REVUES CRITIQUES

XXI

QUESTIONS RELATIVES AUX CELLULES MUSCULAIRES

par A. Prenant
Professeur à l'Université de Nancy

III. — Evolution de la substance musculaire.

(*Suite* [1])

Le pédoncule des Vorticelles mérite une mention spéciale. La nature musculaire de cet organe a depuis longtemps été reconnue par Lachmann, qui y décrivait le « muscle du pédoncule », et par Leydig (1857), qui le comparaît à un muscle strié. Dans ce pédoncule on a pu observer aisément une structure striée longitudinalement, correspondant à une

[1] Voir Notes et Revue, 1903, N°s 3, 4, 5 et 6.

décomposition en fibrilles longitudinales, qu'EVERTS (1873), EIMER (1892) ont vues se prolonger en pinceau dans le corps en forme de cloche de l'animal. ENGELMANN (1875) a constaté dans le pédoncule de *Zoothamnion arbuscula* un cordon axial formé de 6 à 10 fines fibrilles, qu'il n'a pas vues se continuer dans le reste du corps; ces fibrilles sont biréfringentes, entourées d'une couche anhiste, séparées les unes des autres par une substance claire, isotrope, qui devient grenue dans les ramifications de l'arbuscule. ENTZ (1891), qui a étudié minutieusement la structure des Vorticelles, a donné de leur pédoncule une description très compliquée. D'après lui, le pédoncule est composé de deux parties principales : la paroi, qui continue la partie inférieure du corps ou entonnoir, et qui a essentiellement la même structure qu'elle (v. plus haut); puis un cordon axial, comprenant lui-même deux parties juxtaposées. L'une d'elles, ou « spasmonème », située excentriquement, est

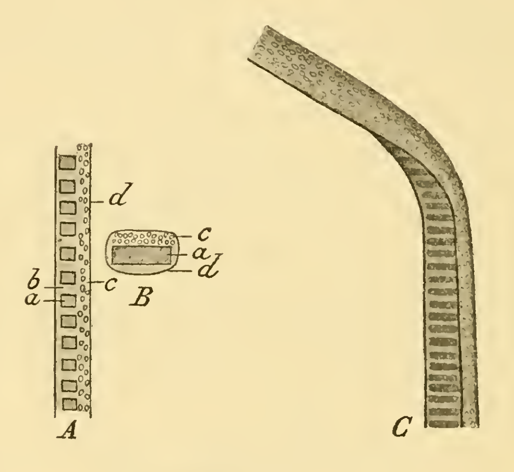


Fig. 3.

FIG. 3. — *Structure du flagellum d'une Noctiluque*, × 750, d'après VIGNAL. — *A*, Coupe optique longitudinale et vue de profil. — *B*, Coupe transversale. — *C*, Vue en totalité. *A* et *B* sont schématiques. — *a*, disques obscurs; *b*, disques clairs; *c*, protoplasme granuleux ou partie élastique du flagellum; *d*, enveloppe.

un faisceau de myonèmes longitudinaux, qui prolonge ceux de la couche interne de l'entonnoir. L'autre partie, ou « cordon plasmatique », est à son tour formée : d'un « axonème » ou cordon axile, parallèle au spasmonème et dû à la superposition de cytophanes (petites masses distinctes du cytoplasme) reliés par des tractus longitudinaux; d'un « spironème », qui décrit autour de l'axonème une hélice à tours serrés et qui se compose lui-même de diverses parties, un axe central enroulé en hélice et formé de cytophanes sériés en chapelet, une couche de myonèmes longitudinaux, une enveloppe anhiste entourant le tout. L'action de toutes ces parties n'est pas encore bien connue. Laissant de

côté les détails de l'agencement et du fonctionnement de toutes ces parties, il demeure que le pédoncule des Vorticelles renferme dans sa constitution des myonèmes contractiles, capables de se raccourcir et de s'épaissir, qui dans leur ensemble forment un véritable muscle pédonculaire.

Les tentacules des Infusoires suceurs ou Acinétiens doivent leur contractilité à des formations qui ont été diversement décrites par les auteurs. ZENKER (1866) distinguait dans le tentacule un tube central, une substance musculaire active et une substance cuticulaire passive, la première fendue suivant des lignes héliçoïdales. R. SAND (1895 et 1896) y trouve une fibre axile contractile, qu'entoure un manchon de protoplasme grenu, limité lui-même par une fine cuticule.

Le tentacule des Noctiluques est tout à fait semblable, par sa structure et par ses réactions physiologiques, à un organe musculaire ; il est très nettement strié en travers. D'après les observations de VIGNAL (1878), il se compose, vu à un fort grossissement, de deux bandes longitudinales et parallèles : l'une, ventrale, est contractile, striée en travers et décomposable en disques alternativement clairs et obscurs ; l'autre, dorsale, simplement élastique, est formée d'un protoplasma granuleux (fig. 3). L'action de la première est, en se contractant, d'infléchir le tentacule vers la bouche, pour l'ingurgitation de la proie, tandis que la seconde, antagoniste de la précédente, redresse par son élasticité le flagellum infléchi. D'après BÜTSCHLI, la striation du tentacule des Noctiluques serait due à la présence de fibrilles circulaires, analogues aux myonèmes transversaux des Grégarines.

Dans les organes flagellaires et même dans les gros cils des Infusoires, on a observé une structure analogue à celle des éléments contractiles. C'est ainsi que KUNSTLER (1881) a décrit au fouet des Flagellés une striation transversale.

Il existe donc, de par ces exemples, dans le protoplasme des corps des Unicellulaires et des divers appendices, des différenciations fibrillaires, les myonèmes, qui, par leur forme et leur structure souvent striée en travers aussi bien que par leurs propriétés physiologiques et optiques, par leur contractilité très développée et par leur biréfringence souvent constatée, rappellent les fibrilles musculaires des cellules des Métazoaires et sont de véritables organes musculaires de la Cellule-Protozoaire.

2° Myoïdes dans les cellules non musculaires des Métazoaires.

Il n'existe naturellement pas chez les Métazoaires de fibrilles musculaires ailleurs que dans les cellules musculaires ; car toute cellule qui en présenterait deviendrait, par le fait même, une cellule musculaire. Mais dans beaucoup d'éléments cellulaires, étrangers au système musculaire proprement dit, on trouve des formations qui ont avec la substance musculaire des analogies structurales assez étroites pour avoir fait songer sérieusement à leur affinité avec des fibrilles musculaires. A ces

formations on pourrait donner le nom de *myoïdes*[1], qui marquerait simplement leur ressemblance, sans affirmer leur identité avec les différenciations fibrillaires des véritables muscles.

Parfois la similitude est très grande, au point de se demander s'il ne s'agit pas réellement d'éléments musculaires. C'est ainsi que Graf (1898) représente, dans les cellules les plus externes de la glande néphridienne des Sangsues, un treillis de filaments plus colorables que le protoplasma, qu'il regarde comme des fibrilles musculaires (fig. 4).

On pourrait ranger sous la rubrique de myoïdes beaucoup de formations sans doute, que leur aspect, leur structure ou leur propriété physiologique rapprocheraient plus ou moins des différenciations musculaires variés.

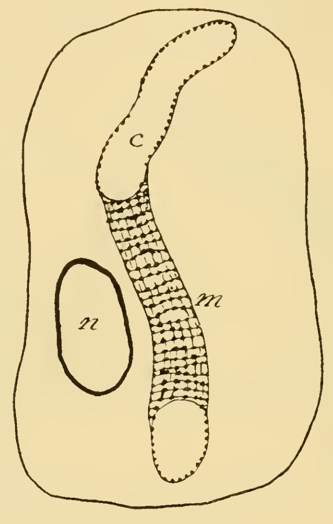


Fig. 4.

Fig. 1. — *Cellule externe de la glande néphridienne d'une Sangsue avec différenciation de filaments musculaires sur la paroi du canal central*, d'après Graf (1898). — *c*, canal central. — *m*, fibrilles musculaires (myoïdes). — *n*, noyau de la cellule.

C'est ici le cas de rappeler surtout que nombre d'auteurs, Pflüger (1866), R. Heidenhain (1874), H. Martin (1884), Rothstein (1891), Sauer (1895), Maziarski (1903) etc., dans les cellules du rein et dans d'autres éléments glandulaires des Vertébrés et des Invertébrés, C. Schäffer (1889) dans les cellules de la « glande abdominale » des Chenilles, et bien d'autres ont décrit des bâtonnets dans la partie basale de la cellule. Ces bâtonnets possèdent une structure granulaire sériée, c'est-à-dire offrent une décomposition en articles successifs, alternativement

[1] Cette dénomination a été déjà employée, pour désigner les myonèmes des Protozoaires.

clairs et foncés, que Martin a voulu comparer à celle qui caractérise la substance musculaire striée.

Il faut rappeler d'autre part que Engelmann (1881*c*) et Ballowitz (1889 et 1889-1890) ont établi que dans un grand nombre de cellules, notamment dans les zoospermes, qui ne sont pas musculaires mais sont douées d'une grande contractilité, cette propriété était liée à une structure fibrillaire de la substance cellulaire, à une décomposition de cette substance en fibrilles longitudinales, comparable à celle des éléments musculaires proprement dits.

Si les myonèmes des Protozoaires sont manifestement des formations musculaires parfaites, représentant de véritables fibrilles musculaires, organes spéciaux de la contraction chez le Protozoaire, il paraît fort risqué de placer sur le même rang qu'eux les formations myoïdes des Métozoaires, et mieux vaut sans doute en faire des formes collatérales des fibrilles musculaires que d'y voir des formes en quelque sorte moins développées qu'elles et des étapes de leur évolution.

3° Formes de passage entre la substance contractile et la substance musculaire. Différenciations musculaires imparfaites.

Il reste à savoir maintenant si les fibrilles musculaires vraies, les myonèmes qui leur équivalent et les myoïdes qui leur ressemblent se relient par des formes de transition au protoplasma simplement contractile.

On a répondu à cette question tantôt négativement, tantôt par l'affirmative. On a d'une part nié l'existence de formes rudimentaires de la substance musculaire et creusé entre celle-ci et la substance contractile une démarcation profonde. Mais on a aussi voulu voir dans le protoplasma contractile l'état imparfait de la substance musculaire et dans la contractilité simple l'ébauche d'une fonction musculaire. A l'appui de la seconde solution on peut faire valoir plusieurs arguments

Il y a d'abord des cellules chez lesquelles on a constaté des phénomènes de contraction musculaire, sans y trouver la structure fibrillaire caractéristique; on s'est alors demandé si ce n'étaient pas là des formes imparfaites de cellules musculaires. C'est ainsi que Fiedler (1888) a retrouvé chez *Spongilla fluviatilis* des cellules décrites par Fr. E. Schultze comme « cellules-fibres contractiles », qui sont des éléments un peu allongés, sans striation visible, et a supposé qu'il s'agissait d'éléments musculaires rudimentaires. Bergh (1900) a attiré l'attention sur les formes variées de cellules musculaires qu'offre la paroi vasculaire chez les Annélides; dans les vaisseaux sanguins contractiles, on peut observer, selon la grosseur du vaisseau et suivant l'espèce animale considérée, tantôt des cellules simplement protoplasmatiques et dépourvues de striation, tantôt de vraies cellules musculaires à double striation oblique. Leydig (1885) et Eimer (1892) ont même fait une catégorie spéciale, distincte des espèces lisse et striée, pour les cellules musculaires

dont la substance est demeurée voisine de l'état protoplasmatique primitif.

Il y a lieu de rappeler que si les cellules musculaires mésenchymateuses atteignent fréquemment un degré de différenciation aussi complet que les éléments musculaires épithéliaux, souvent aussi elles paraissent peu différentes, tant par leur forme que par leur structure, des éléments mésenchymateux parmi lesquels elles ont pris naissance et se trouvent encore disséminées plus tard. Pour certains auteurs (EIMER 1892, SAMASSA 1892), il n'y a aucune ligne de démarcation nette entre les fibres musculaires de *Beroe* et les éléments conjonctifs de la gelée ou plérome qui constitue la masse du corps ; d'après ces auteurs en effet ces fibres musculaires ne sont que des cellules mésenchymateuses différenciées parmi les éléments de la gelée, contrairement à d'autres zoologistes qui en font des cellules de l'ectoderme immigrées dans le plérome. De même FLEMMING (1876, 1878) a indiqué toutes les formes de transition (faciles à retrouver), qui dans la vessie de Salamandre relient les cellules musculaires aux cellules conjonctives mésenchymateuses.

Pour admettre l'existence de formes de passage entre la substance contractile et la substance musculaire, on s'est appuyé surtout sur ce que, dans beaucoup de cas, le corps cellulaire est très contractile, sans qu'on y puisse déceler de structure musculaire fibrillaire. Il en est ainsi pour beaucoup de Protozoaires. D'ailleurs chez ces animaux on peut trouver aussi les formes de transition cherchées. Déjà, dans les espèces les plus inférieures douées de contractilité, chez les Myxoplasmodes, les Amibes, il existe transitoirement une disposition du protoplasme en fins filaments (GREEFF 1874, ENGELMANN 1875). Les pseudopodes des Rhizopodes ont une structure filamenteuse manifeste, et chez certaines espèces (*Acanthocystis*) cette structure passe même aux vraies fibrilles musculaires (ENGELMANN 1881) ; ces pseudopodes, qu'ENGELMANN nomme « myopodes », n'offrent pas le mouvement protoplasmique lent qu'on connaît ; mais, quand on excite la cellule, ils se contractent avec rapidité et peuvent se raccourcir jusqu'au 1/50 de leur longueur primitive, en même temps qu'ils s'épaississent notablement. EIMER (1892) est arrivé à la même conclusion. C'est selon lui tout à fait insensiblement que naît une structure musculaire, que se produisent chez les Unicellulaires les filaments musculaires ou myonèmes, aux dépens de l'ectoplasma.

A défaut de la constatation même de filaments protoplasmiques, forme rudimentaire des fibrilles musculaires, on peut se servir du caractère tiré de la biréfringence. De ses recherches sur les substances contractiles les plus diverses, ENGELMANN (1875) conclut que la contractilité, où et sous quelque forme qu'elle se présente, est liée à la présence de particules biréfringentes monaxiques, dont l'axe optique coïncide avec la direction du raccourcissement.

Cette biréfringence en effet il l'observe non seulement dans des parties musculaires différenciées sous forme de fibrilles musculaires ou même de filaments moins bien distincts, mais encore il la retrouve

dans toute l'écorce contractile protoplasmique d'un *Stentor*, et en général dans toutes les portions contractiles de la cellule, en l'absence de toute structure fibrillaire. Il la trouve aussi dans le muscle cardiaque du Poulet, dès le deuxième jour de l'incubation, immédiatement après le début de la contraction, alors que le cœur n'est encore formé que d'éléments fusiformes non striés.[1] La biréfringence donc précède la différenciation morphologique ; une structure physique se révèle, comme substratum de la contractilité, là où la structure histologique ne peut encore être constatée.

Aussi Engelmann (**1875**), Montgomery (**1881**), Eimer (**1892**), ont-ils pu dire, en substance, que le protoplasma des cellules musculaires n'est pas essentiellement différent de celui des êtres inférieurs, que la substance contractile, où qu'elle se trouve, doit son mouvement au même processus moléculaire, et que l'on peut transporter au muscle, en le précisant et le régularisant, ce phénomène de mouvement constaté dans un protoplasma simplement contractile, tel que celui des Amibes. Il n'y a pas de différence absolue entre le mouvement régularisé qui se limite à une seule direction, celle de l'axe de l'élément musculaire, et le mouvement désordonné du corps cellulaire chez une Amibe qui se contracte dans tous les sens (Verworn **1900**, p. 282). Par suite, le substratum de ce mouvement, c'est-à-dire la substance musculaire de la cellule musculaire d'une part, la substance contractile et amiboïde de l'Amibe d'autre part, doit être toujours essentiellement le même. Une masse protoplasmique, telle que l'ectoplasma d'un Unicellulaire, telle que le muscle du cœur chez un très jeune embryon de Poulet, peut se contracter et avoir même un type très spécial de contraction, sans que des différenciations filamenteuses, analogues à celles de la véritable substance musculaire, y soient reconnaissables. Cette substance contractile, qui forme l'ectoplasme d'un Unicellulaire et le cœur d'un embryon, bien que n'ayant aucune structure histologique, possède déjà une structure physique, attestée par la biréfringence. Les différenciations fibrillaires n'y deviendraient visibles qu'à la suite de l'exercice répété : « la formation morphologique est la conséquence de l'activité » (Eimer).

On pourrait désirer, l'existence de formes imparfaites de la substance musculaire et des cellules musculaires étant admise, fixer à partir de quel moment on parlera de cellule musculaire et quelle sera la qualité exigée de cette cellule. Leydig (**1885**) a distingué les formes suivantes d'éléments musculaires, de forme de plus en plus parfaite : *a)* cellules dont le protoplasma est demeuré voisin de l'état primitif ; *b)* cellules dont la structure s'est différenciée en moelle et en écorce, c'est-à-dire en sarcoplasme et en substance contractile ; *c)* cellules dans l'écorce desquelles se sont différenciés des éléments fibrillaires ou lamelleux. On pourra ne

[1] On sait que le cœur de l'embryon de Poulet est animé de battements rhythmiques dès le deuxième jour de l'incubation (v. Baer, Remack, Preyer (**1875**), Chiarugi (**1887**), His jun. (**1891-1893**), etc.), bien que les premiers linéaments de la striation n'y paraissent que dans la première moitié du troisième jour (Chiarugi).

retenir que cette dernière catégorie, pour en faire un élément véritablement musculaire, et ne voir dans les autres que des ébauches imparfaites, simplement contractiles, et en quelque sorte embryonnaires.

Index bibliographique

1889. Ballowitz. Fibrilläre Structur und Kontraktilität. (*Verh. d. Anat. Gesellsch.*, III et *Arch. f. d. ges. Physiol.*, XLVI).

1889-1890. Ballowitz. Ueber Verbreitung und Bedeutung feinfaseriger Strukturen in den Geweben und Gewebselementen des thierischen Körpers. (*Biol. Centralblatt*, IX).

1900. Bergh. Beiträge zur vergleichenden Histologie. II. Ueber den Bau der Gefässe bei den Anneliden. II Mitth. (*Anat. Hefte*, II. 49).

1885. Brauer. *Bursaria truncatella* etc. (*Jenaische Zeitschrift f. Naturw.*, XIX, N. F., XII et *In. Diss.* Bonn).

1889. Bütschli. Protozoa. (*Bronn's Thierreich*).

1899. Caullery et Mesnil. Sur l'évolution d'un groupe de Grégarines à aspect nématoïde etc. (*Soc. de Biologie*).

1887. Chiarugi. Delle condizioni anatomiche del cuore al principio della sua funzione, e contributi alla istogenesi delle cellule muscolari cardiache. (*Atti d. Accad. d. Fisiocritici di Siena*, IV).

1892. Eimer. Die Entstehung und Ausbildung des Muskelgewebes, insbesondere der Querstreifung desselben als Wirkung der Thätigkeit betrachtet. (*Zeitschr. f. wiss. Zool.*, LIII, Suppl. Bd).

1900. Eismond. Ueber die Natur der sogenanten kinetischen Centren der Zellen. (*Verch. d. Ant. ges*).

1875. Engelmann. Contractilität und Doppelbrechung. (*Arch. f. ges. Physiol.*, XI).

1881. Engelmann. Ueber den faserigen Bau der contractilen Substanzen etc. (*Onderzoekingen gedaan in het physiol. labor. d. Utrechtsche hoogeschool*, VI et *Arch. f. ges. Physiol.*, XXV).

1891. Entz. Die elastischen und contractilen Elemente der Vorticellinen. (*Math. naturw. Berichte aus Ungarn*).

1873. Everts. Untersuchungen an *Vorticella nebulifera* (*Zeitschr. f. wiss. Zoologie*, XXIII).

1888. Fiedler. Ueber Ei-und Samenbildung bei *Spongilla fluviatilis*. (*Zeitschr. f. wiss. Zoologie*, XLVII).

1876. Flemming. Beobachtungen über die Beschaffenheit des Zellkerns. (*Arch. f. mikr. Anat.*, XIII).

1878. Flemming. Ueber Formen und Bedeutung der organischen Muskelzellen. (*Zeitschr. f. wiss. Zoologie*, XXL).

1892. Frenzel. Ueber einige argentinische Gregariaceen. (*Jenaische Zeitschs. f. Naturw.*, XXVII).

1898. Graf. The physiology of Excretion. (*Biological Lectures*, V).

1874. Greeff. *Pelomyxa palustris* etc. (*Arch. für mikr. Anat.*, X).

1900. Günther. Weitere Beiträge zum Kenntniss des feineren Baues einiger Infusorien aus dem Wiederkaüermagen und dem Cœcum des Pferdes. (*Zeitschr. f. wiss. Zool.*, LXVI).

1874. Heidenhain (R.). Mikroskopische Beiträge zur Anatomie und Histologie der Niere. (*Arch. f. mikr. Anat.*, X).

1891-1893. His junior. Die Entw. des Herznervensystems bei Wirbelthieren. (*Abhandl. d. math.-phys. Cl. Kön. Sächs. Ges. Wiss.*, XVII (1891) et *Arbeiten aus der medic. Klinik zu Leipzig* (1893).

1886. Klawkine. Recherches biologiques sur l'*Astasia ocellata* n. sp. et l'*Euglaena viridis*. (*Ann. d. Sc. natur.*, 7e Sér., I).

1881. Kunstler. (*C. r. Acad. Sciences.*)

1892. Léger. Recherches sur les Grégarines. (*Tablettes Zoologiques*, III).

1896. Léger. Nouvelles recherches sur les Polycystidées parasites des Arthropodes terrestres. (*Ann. de la Fac. des Sc. de Marseille*, VI, fasc. 3).

1900. Léger. Sporozoaires in *Zoologie descriptive* de Boutan (*Paris, Doin*).

1857. Leydig. Lehrbuch der Histologie des Menschen und der Thiere.

1885. Leydig. Zelle und Gewebe. (*Bonn*).

1892-1893. Marshall (W. St.). Beiträge zur Kenntniss der Gregarinen. (*In. Diss. Leipzig*, 1892 et *Arch. für Naturgeschichte*, LIX, 1893).

1882. Martin (H.). Recherches sur la structure de la fibre musculaire striée et sur les analogies de structure et de fonction entre le tissu musculaire et les cellules à bâtonnets (protoplasma strié). (*Arch. de physiol. norm. et path.*).

1903. Maziarski. Recherches cytologiques sur les organes segmentaires des Vers de terre. (*Arch. polon. des Sc. Biologiques et médic.* II, et *C. r. Soc. Biol.*, 9 Mars 1901).

1881. Montgomery. Zur Lehre von der Muskelcontraction. (*Arch. f. ges. Phys.*, XXV).

1866-1871. Pflüger. Die Endigung der Absonderungsnerven in den Speicheldrüsen. (Bonn) 1866, et Die Speicheldrüsen. (*Stricker's Handbuch*, 1871).

1897. Porter. Two new Gregarinida. (*Journ of Morphology*, XIV).

1875. Preyer. Specielle Physiologie des Embryo. (*Leipzig*).

1891. Rothstein. Zur Kenntniss der Nierenepithelien. (*Verh. biol. Ver Stockholm*, III).

1892. Samassa. Zur Histologie der Ctenophoren. (*Arch. f. mikr. Anat.*, XL).

1895. Sand. Les Acinétiens. (*Ann. de la Soc. belge de microscopie*, XIX).

1896. Sand. Les Acinétiens d'eau douce en Belgique. (*Ibid.*, XX).

1895. Sauer. Neue Untersuchungen über das Nierenepithel und sein Verhalten bei der Harnabsonderung. (*Arch. f. mikr. Anat.*, XLVI).

1889. Schäffer (C.). Beiträge zur Histologie der Insekten. (*Zool. Jahrbücher*, III).

1875. SCHNEIDER (AIMÉ). Contribution à l'histoire des Grégarines des Invertébrés de Paris et de Roscoff. (*Arch. de Zool. expér.*, 1re Série, IV et *Thèse de Paris*).
1882. SCHNEIDER (AIMÉ). Seconde contribution à l'étude des Grégarines. (*Arch. de Zool. expér.*, 1re Série, X).
1885. SCHNEIDER (AIMÉ). Etudes sur le développement des Grégarines. (*Tablettes Zoologiques*, I).
1886. SCHNEIDER (AIMÉ). Grégarines nouvelles ou peu connues. (*Tablettes Zoologiques*, I).
1887. SCHUBERG. Ueber den Bau der *Bursaria truncatella* etc. (*Morph. Jahrbuch*, XII).
1891. SCHUBERG. Zur Kenntniss des *Stentor caeruleus*. (*Arch. f. mikr. Anat.*, XXXIV).
1890. SCHÜRMAYER. Ueber den Einfluss aüsserer Agentien auf einzellige Wesen. (*Inaug. Diss. München*).
1875. SIMROTH. Zur Kenntniss des Bewegungsapparate der Infusionsthiere. (*Arch. f. mikr. Anat.*, XII).
1867. STEIN. Der Organismus der Infusionsthiere.
1871. VAN BENEDEN. Recherches sur l'évolution des Grégarines. (*Bull. Acad. roy. de Belgique*, 2e Série, XXXI).
1900. VERWORN. Physiologie générale. Traduction française par HÉDON. (*Paris, lib. Schleicher*).
1878. VIGNAL. Recherches histologiques et physiologiques sur les Noctiluques. (*Noctiluca miliaris* Suriray). (*Travaux du labor. d'Histol. du Collège de France* et *Arch. de Physiol.*).
1866. ZENKER. Beiträge zur Naturgeschiche der Infusorien. (*Arch. f. mikr. Anat.*, II).

Paru le 8 Août 1903.

Les directeurs :
G. PRUVOT et E.-G. RACOVITZA.

Le gérant : CHARLES SCHLEICHER.

Eug. MORIEU, Imp.-Grav., 140, Boul. Raspail. Paris (6e) — Téléphone : 704-75

ARCHIVES

DE

ZOOLOGIE EXPÉRIMENTALE ET GÉNÉRALE

FONDÉES PAR

H. DE LACAZE-DUTHIERS

PUBLIÉES SOUS LA DIRECTION DE

G. PRUVOT ET E. G. RACOVITZA

Chargé de Cours à la Sorbonne, Directeur du Laboratoire Arago — Docteur ès sciences, Sous-Directeur du Laboratoire Arago

4e SÉRIE, T. I. NOTES ET REVUE 1903. N° 8

XXII

ORIGINE DES GLANDES VENIMEUSES DE LA SALAMANDRE TERRESTRE.

par Mme PHISALIX

HISTORIQUE. — La plupart des auteurs qui se sont intéressés à l'origine des glandes cutanées des Batraciens ont admis que ces glandes proviennent de l'épiderme; il n'y a entre eux que des divergences de détails portant sur le siège fixe ou variable des cellules qui, en proliférant, fournissent les cellules originelles des glandes.

LEYDIG [1], ASCHERSON [2], STIEDA [3], ne s'en expliquent que très peu; pour SEECK [4], « les glandes des Amphibiens sont des sacs

[1] LEYDIG. Ueber die allgemeinen Bedeckungen der Amphibien. (*Arch., f. mikr. Anat.*, Bd. XII, 1876).

[2] ASCHERSON. Ueber die Hautdrüsen des Frosches. (*Muller's Arch.* 1840).

[3] STIEDA. Ueber den Bau der Froschhaut. (*Arch. von Reichert u. Dubois-Raymond*, 1865).

[4] OSCAR SEECK. Ueber die Hautdrüsen einiger Amphibien. (*Inaug. Dissert. Dorpat*, 1891).

creux revêtus de cellules épidermiques métamorphosées, provenant de la couche profonde de Malpighi, et qui se sont enfoncées plus ou moins dans le derme. »

Nicoglu et Heidenhain [1], qui se sont occupés surtout du Triton adulte, fondent leur opinion sur les rapports du collet avec l'épiderme : « La continuité de la pièce intermédiaire avec la cellule en entonnoir — disent ces auteurs, — montre que si l'on admet l'invagination, ce ne peut être qu'aux dépens des cellules supérieures de l'épiderme. »

La forme dubitative sous laquelle ils émettent leur opinion s'explique aisément par ce fait qu'ils n'ont, pas plus que leurs devanciers, étudié l'origine et le développement des glandes.

Maurer [2] a suivi ce développement sur le têtard de *Rana temporaria* considéré au moment où les pattes antérieures commencent à émerger, c'est-à-dire une semaine environ avant la métamorphose. Il montre (fig. 13 et 14, Pl. V) de son important mémoire, dans l'épiderme du têtard, des amas cellulaires qu'il considère comme les ébauches des glandes. La figure 15 de la même planche représente un glandule constitué, en rapport manifeste avec le derme et l'épiderme; mais entre les figures 14 et 15, il n'est pas signalé d'intermédiaires, et rien ne permet de considérer le stade 15 comme provenant du développement du stade 14, d'autant que, à ce moment, les organes du 6e sens sont en voie de régression, de retour à l'état de cellules épidermiques indifférentes.

Les figures 13 et 14 peuvent donc tout aussi bien marquer les derniers stades de cette atrophie que l'apparition d'organes nouveaux. Le même auteur considère ces amas cellulaires comme dérivant d'une prolifération des éléments de la couche basale, et il admet que les choses doivent se passer de même chez le Triton et la Salamandre terrestre. En ce qui concerne spécialement cette dernière, Maurer ne semble pas l'avoir observée de très près, car il pense que chez les larves naissantes il n'y a pas encore d'ébauches glandulaires, alors que les groupes parotidiens sont déjà indiqués, et que les glandules de la double ligne dorsale sont déjà pourvus d'une cavité.

[1] Nicoglu et Heidenhain. Ueber die Hautdrüsen der Amphibien. (*Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Bd. 56, 1893).

[2] Maurer (Fr.). Die Epidermis und ihre Abkommlinge. (*Leipzig*, 1895).

Gegenbaur [1] dans son traité d'anatomie des Vertébrés, marie les opinions de Seeck et de Nicoglu ; il les résume ainsi : « Des éléments isolés de la couche profonde de l'épiderme et peut-être aussi des groupes d'éléments descendent dans le chorion et prennent place dans les couches les plus superficielles de ce dernier. Ils forment là par multiplication et augmentation de volume d'énormes amas cellulaires ; ce sont les ébauches des glandes cutanées. »

Ainsi, à part Maurer, dont les figures schématiques relatives au têtard de *Rana temporaria*, ne peuvent, pour la raison précédemment indiquée, entraîner une conviction, les auteurs précédemment cités n'apportent que leur opinion théorique sur l'origine des glandes cutanées des Batraciens, et aucun fait en ce qui concerne particulièrement la Salamandre.

En suivant ce développement sur des larves de différents âges de *Salamandra maculosa* [2], j'ai pu voir que les premières ébauches glandulaires, apparaissent dans le derme aux dépens des cellules fixes de celui-ci. La cellule mère d'une glande se multipliant par karyokinèse donne un bourgeon glandulaire, qui, en raison de la minceur du derme ne tarde pas à acquérir des rapports de contact avec l'épiderme.

Je n'ai donné à ce moment que deux figures des premiers stades, qui ne précisent pas d'une manière suffisante le point intéressant de la question. De mes recherches sur de nombreuses coupes en séries, différemment fixées et colorées, j'ai conclu à l'origine mésodermique des glandes cutanées de la Salamandre.

Dans un travail paru quelques mois après sur le même sujet, M. Ancel [3], arrive à des conclusions différentes et pensant que je n'ai pas tenu un compte assez grand des opinions sur le sujet, il confirme l'acte de foi des devanciers. Il ne voit pas pourquoi les deux cellules très colorées provenant de la karyokinèse d'une cellule dermique (fig. 1, pl. II de ma thèse) donneraient naissance à un glandule. Comme il existe des cellules en karyokinèse dans

[1] Gegenbaur. Vergleichende Anatomie der Wirbelthiere. Bd I. (*Leipzig, Engelmann*, 1898).

[2] Mme Phisalix. Recherches embryologiques, histologiques et physiologiques sur les glandes à venin de la Salamandre terrestre. (*Paris*, 1900). Schleicher frères, Éditeurs.

[3] Ancel. Recherches sur le développement des glandes cutanées de la Salamandre terrestre. (*C. R. Soc. Biol.*, n° 35, 1900).

Ancel. Recherches sur le développement des glandes cutanées des Batraciens (*Archives de Biologie* 1901).

toutes les couches de la peau, et que ces cellules doivent pourvoir à l'accroissement des téguments aussi bien qu'à l'apparition d'organes nouveaux, la critique de M. Ancel est tout à fait justifiée, elle s'applique même aux figures 1 et 2, pl. VIII de son travail; la figure 1 représente effectivement un gros noyau tel qu'on en rencontre partout, jusque dans la couche cornée, sur le point d'entrer en division; la figure 2 montre un noyau en division mitosique, situé, comme le premier, dans l'assise la plus interne de la couche de Malpighi. A ce stade, on ne saurait dire ce que donnera la cellule en division indirecte, si elle pourvoiera à l'accroissement de l'épiderme ou à l'apparition d'un organe nouveau.

Quant aux amas cellulaires, complètement inclus dans l'épiderme, représentés par les figures 3 à 7 inclusivement, du travail de M. Ancel, appartenant à des larves de dimensions moyennes, inférieures ou égales à 4 centimètres, aucun de leurs caractères ne permet d'affirmer qu'ils donneront des glandes: la figure 4 en particulier représente un bourgeon dont les cellules ont l'orientation méridienne particulière aux bourgeons sensitifs.

Bien que je n'aie pas insisté sur ces organes du sixième sens qui ont été décrits en détail par Schultze [1], Langerhans [2], et Leydig [3], chez la larve de Salamandre, par Mitrophanow [4], Kingsburry [5] chez d'autres Batraciens, on sait que les organes du 6e sens se forment dans l'assise la plus interne de la couche de Malpighi par division indirecte des cellules de cette assise. Ce mode de multiplication se continue assez longtemps pour qu'on puisse l'observer sur les cônes sensoriels constitués dont la crypte communique déjà avec l'extérieur.

Ces organes continuent à se former pendant les premiers stades de la vie larvaire, car ils sont plus nombreux chez les larves âgées de quelques mois que chez les larves naissantes, plus abondants chez celles-ci que chez l'embryon.

[1] Schultze (F.-E.). Epithel und Drüzellen. (*Arch. f. mikr. Anat.*, Bd. III, 1867).

[2] Langerhans. Ueber die Haut der Larve von *Salamandra maculosa*. (*Arch. f. mikr., Anat.*, Bd. 9,1873-1874, p. 745).

[3] Leydig. Ueber Organe eines sechsten Sinnes. (*Nove acta academiæ naturæ curiosorum*, t. 34, 1868).

[4] Mitrophanow. Ueber die Organe des sechsten Sinnes bei Amphibien, (*Warschau*, 1888).

[5] Kingsburry. The lateral line system of sense organs in some american Amphibia, and comparison with the Dipnoans. (*Tr. amer. microsc. Soc.*, Buffalo, 1896, t. XVII).

Comme ils se forment précisément dans l'assise profonde de l'épiderme, il y a là une cause de confusion qui ne m'a pas échappé et qui ne permet pas d'admettre l'affirmation absolue de M. Ancel sur le sort des bourgeons intra-épidermiques.

Quant au troisième chef de la critique, à savoir la question de contact du bourgeon glandulaire avec l'épiderme, l'exposé des faits tels que je les ai vus, et complétant ce que dans un premier travail d'ensemble sur la Salamandre, je n'avais pas suffisamment précisé, montrera qu'il a moins d'importance que ne lui en accorde M. Ancel.

Exposé des faits. — Chez les larves naissantes, dont la longueur varie entre 23 et 35 millimètres, les premiers bourgeons des glandes granuleuses ont déjà apparu, concurremment avec un système d'organes de la ligne latérale déjà plus compliqué que chez l'embryon. Glandules et bourgeons sensitifs peuvent être aisément observés sur la peau délaminée et vue à plat.

Après fixation et coloration, on constate, par l'exploration des plans successifs de la peau, que les bourgeons de la double ligne dorsale sont déjà pourvus d'une cavité glandulaire, à contenu granuleux, tandis que la plupart des autres bourgeons y compris ceux de la région parotidienne n'en sont encore qu'au stade de glomérule plein.

Si l'on examine cette peau en coupe transversale, on voit qu'elle est formée de deux parties : l'épiderme et le derme.

1° L'épiderme comprend deux couches : la couche externe ou stratum cornéum, formé d'une seule assise de cellules polygonales à noyaux aplatis ; la couche interne ou stratum mucosum, formé par deux espèces de cellules : les unes, cellules de Leydig, volumineuses, à noyau bosselé, à protoplasme réticulé, sur les filaments duquel on trouve de nombreuses granulations isolées, colorables comme le réseau lui-même. Dans les intervalles de forme triangulaire que laissent, vers la face profonde de la peau, ces gros éléments, on voit des cellules à noyaux ovoïdes allongés verticalement sur la mince membrane basale, et, dans la région moyenne, de semblables noyaux incurvés autour des cellules de Leydig.

Dans les différentes assises de l'épiderme, on rencontre des noyaux à tous les stades de la division indirecte. On observe également des amas cellulaires formés dans la couche profonde de Malpighi, par prolifération mitosique des noyaux de cette couche

(fig. 1 et 2). Ces amas évoluent sans s'enfoncer dans le derme; d'abord bourgeons sphériques pleins à noyaux fortement colorables, et grossissant sans acquérir de cavité centrale. Ils ne se rencontrent que pendant la vie larvaire et même on n'en trouve plus chez les larves qui approchent du moment où elles vont effectuer leur première mue, alors que le nombre des glandes cutanées continue à s'accroître. Nous les considérons donc comme des bourgeons d'organes temporaires, c'est-à-dire, comme des bourgeons d'organes du sixième sens ou de Leydig.



Fig. 1.



Fig. 2.

FIG. 1 et 2. — Peau de la tête de larve naissante de *Salamandra maculosa*. Longueur de la larve 3 cm. Fixation au liquide de Bouin; coloration van Gieson. Grossissement 300.
a, Stratum corneum.
b, Stratum mucosum avec grandes cellules de Leydig (L.).
c, Derme.
S, Amas épidermique visible sur trois coupes faites au $\frac{1}{100}$ de millimètre.
La figure 2 représente la coupe méridienne.

Le derme est formé d'un tissu conjonctif lamelleux, vingt fois plus mince environ que l'épiderme, et qui, au niveau des régions non glandulaires, est si intimement appliqué sur la basale que la plupart des colorants ne permettent pas de l'en distinguer. Par le mélange de van Gieson, il se colore en rouge comme elle ; mais si

on emploie la safranine, on obtient une différenciation qui permet, par la coloration jaune pâle de la basale, par la coloration rose du derme, de délimiter les deux couches. Au fur et à mesure que la larve avance en âge, le derme devient plus épais, surtout dans les régions où il y a déjà des glandes ; ses lamelles sont écartées et dissociées par un plus grand nombre de cellules fixes, par les bourgeons glandulaires et les glandules ; des capillaires le traversent et viennent ramper jusqu'au dessous de la basale, qui se trouve ainsi partiellement isolée et pour ainsi dire, décollée en certains endroits, du derme sous-jacent. C'est la tête qui, chez les larves âgées, se montre, pour une même surface, le plus riche en glandes ; on en rencontre à tous les stades de leur développement, en même temps que les organes de la ligne latérale présentent tous les stades de régression. La tête des larves âgées est donc particulièrement favorable pour étudier l'origine et le développement des glandes, et c'est elle que nous avons choisie pour notre description. Dans cette région, le derme est un peu plus épais que sur le reste du corps ; les cellules fixes du tissu conjonctif y sont plus nombreuses, et leurs noyaux, seuls bien visibles après coloration, ont leur grand axe perpendiculaire à ceux des cellules de la basale, ce qui les en distingue nettement, même lorsque ces noyaux, appartenant à la couche dermique la plus superficielle, se trouvent au contact de cette basale.

Parmi ces cellules dermiques, on en trouve à tous les stades de la karyokinèse, et il est évident que toutes les cellules en division ne peuvent être considérées comme cellules mères glandulaires ; un certain nombre pourvoient probablement à l'accroissement du derme. Ainsi de ce qu'une seule cellule est sur le point de se diviser, ou déjà divisée (fig. 1, pl. II de ma thèse ; fig. 1, 2 et 3, pl. VIII de M. Ancel) on ne saurait préjuger le sort ultérieur de cette cellule ; tandis qu'un groupe de 5 à 10 cellules, dont une ou plusieurs sont en division mitosique, forme déjà un ensemble que l'on ne saurait confondre avec rien d'autre dans le derme. Ce sont ces bourgeons qui, en se développant, donneront les deux sortes de glandes venimeuses de la Salamandre. On pourrait objecter qu'à ce stade, le bourgeon plein présente avec l'épiderme des rapports de contact qui militent en faveur de son origine épidermique ; mais ces rapports peuvent tout aussi bien résulter du voisinage que de l'origine : il suffit que la cellule mère con-

jonctive se trouve appliquée sur la face supérieure du derme ou très près de cette surface pour que le contact soit primitif.

L'interposition d'une lame dermique, entre le bourgeon et la

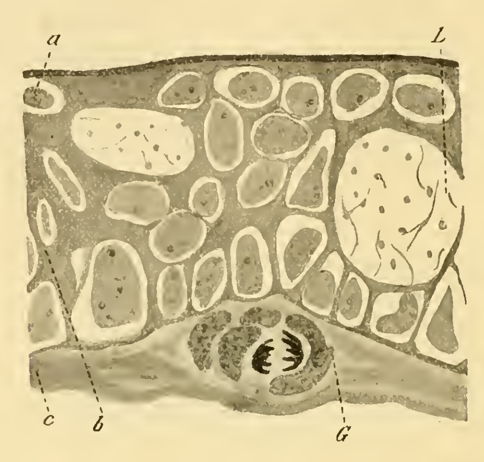


Fig. 3.

basale, pour être fréquente, n'est pas nécessaire, et n'ajoute rien au point délicat de la question. Dans la plupart des cas, le bour-



Fig. 4.

geon qui naît ainsi soulève la lame dermique et la basale, ou la basale seule, tandis qu'il déprime le derme ; et il arrive d'ordinaire

au contact de la basale avant que la division indirecte ait cessé à son intérieur.

Les rapports du bourgeon glandulaire avec la basale tiennent donc à la position de la cellule mère dans le derme ainsi qu'à la résistance et à l'épaisseur de celui-ci, conditions qui ne sont pas partout les mêmes ; et plutôt que de représenter les séries entières d'un même bourgeon, j'ai choisi plusieurs bourgeons pleins formés à peu près d'un même nombre de cellules, et visibles sur cinq ou six coupes consécutives faites au $\frac{1}{100}$ de millimètres et parmi les coupes en séries de ces bourgeons, c'est la coupe méridienne et celles qui lui sont voisines, qui seules sont intéressantes au point de vue qui nous occupe.



Fig. 5.

Fig. 3, 4 et 5. — Peau de la tête de larve de *Salamandra macolosa* âgée de 5 mois 1/2. Les mêmes lettres représentent les mêmes choses dans toutes les figures.
G, est un bourgeon glandulaire visible sur cinq ou six coupes. Fixation à l'acide picro sulfurique, coloration à l'hématéine et l'éosine. × 316.

Les figures 3, 4 et 5 représentent trois coupes qui se suivent, la figure 5 représentant la coupe méridienne d'un même bourgeon plein qui apparaît isolément dans le derme. Celui-ci, forme une barrière assez résistante et se laisse moins déprimer que la basale ; on voit celle-ci progressivement soulevée par le pôle supérieur du bourgeon qui s'enfonce en forme de coin vers l'intérieur de l'épiderme. Le coin n'est pas toujours aussi accentué,

ni les cellules aussi serrées dans le bourgeon ; un des aspects les plus fréquents pour les bourgeons isolés est donné par les

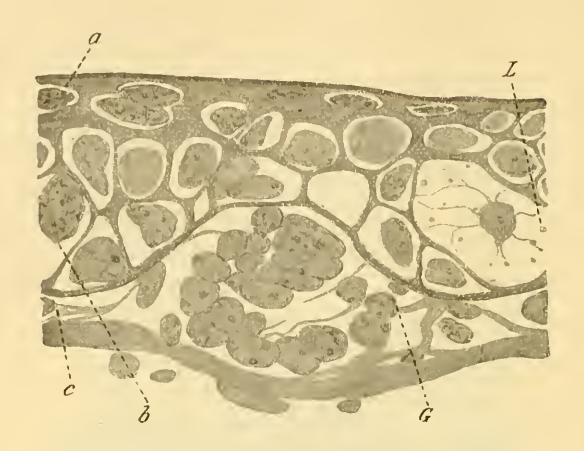


Fig. 6.

figures 6 et 7, représentant la coupe méridienne (fig. 7) et celle qui la précède immédiatement : la glande présente la forme

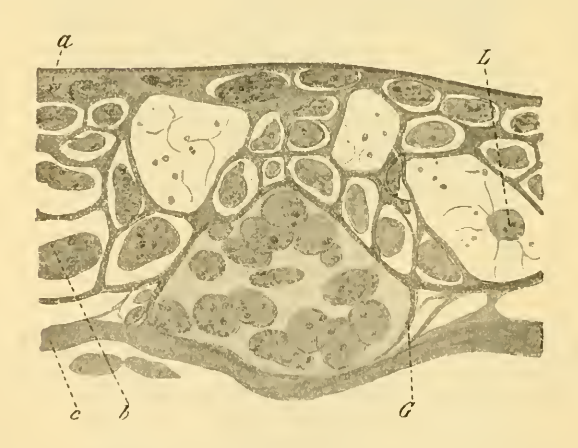


Fig. 7.

Fig. 6 et 7. — Peau de la tête d'une larve âgée de 5 mois (4 cm, 7) de *Salamandra maculosa*. Fixée au liquide de Bouin, colorée au mélange de van Gieson. × 316.
G est, dans les 2 figures 6 et 7, un même bourgeon glandulaire dont la figure 7 représente la coupe méridienne.

générale d'une lentille biconvexe à courte distance focale, comprise entre le derme et l'épiderme et déprimant l'un à peu près autant

que l'autre. Les cellules provenant de la division sont déjà moins serrées que dans le bourgeon, représenté par les figures 3, 4 et 5.

Lorsqu'un bourgeon apparaît dans une région où les lames der-

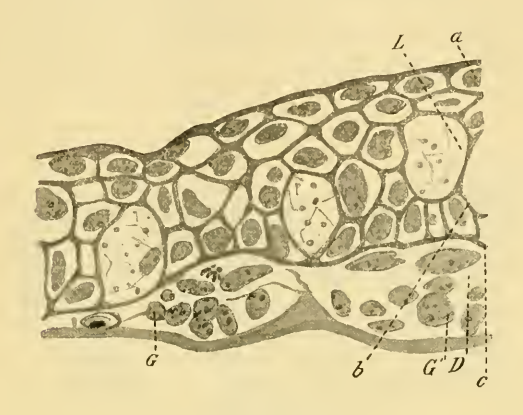


Fig. 8.

miques sont peu résistantes et déjà dissociées par le développement d'un ou de plusieurs autres bourgeons, les dépressions de la basale et du derme sont encore moins marquées ; la convexité de la len-

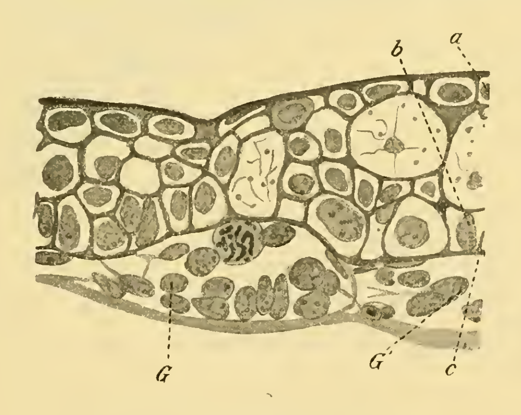


Fig. 9.

Fig. 8 et 9. — Peau de la tête d'une larve âgée de 5 mois (4 cm, 7) de *Salamandra maculosa*. Fixée au liquide de Bouin, colorée au mélange de van Gieson. × 295.
G représente un glandule dont la figure 9 est la coupe méridienne.
G' est un autre glandule voisin dont on aperçoit seulement les deux coupes extrêmes.

tille glandulaire à beaucoup diminué, celle-ci est aplatie, étalée et amincie sur les bords ; les figures 8 et 9, qui se suivent dans le même bourgeon, — la figure 9 représentant la coupe méridienne, —

montrent l'aspect que revêt le bourgeon glandulaire dans ces conditions. Il soulève très peu la basale et déprime très peu le derme.

Enfin si l'on se rapproche de la région parotidienne où se trouvent déjà côte à côte de grosses glandes granuleuses bien différenciées, on trouve les espaces dermiques qui les séparent occupés par un réseau à mailles très larges. Dans un certain nombre de ces

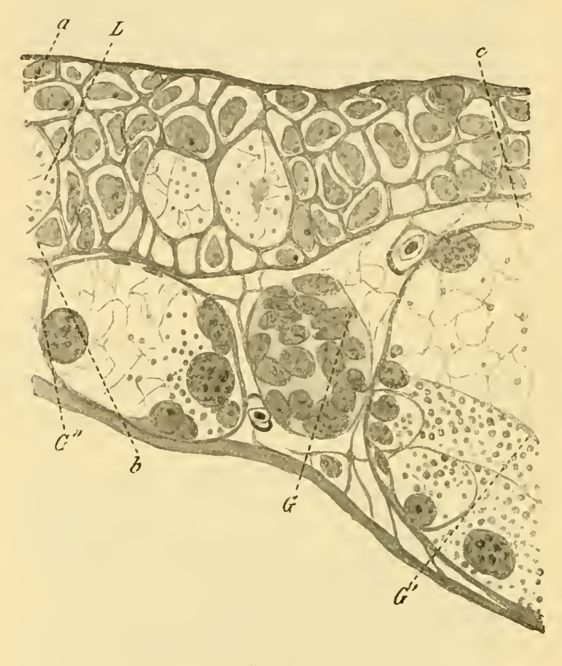


Fig. 10.

Fig. 10. — Peau de la tête (région parotidienne) d'une larve de 5 mois (4 cm, 7) de *Salamandra maculosa*, fixée au liquide de Bouin, colorée au mélange de van Gieson. × 295.

G est la coupe méridienne d'un glandule plein enclavé entre deux glandes développées G' et G''.

espaces naissent de jeunes glandes qui n'ont rien à comprimer ni à déprimer; elles prennent une forme sphérique ou ovoïde jusqu'à ce que leur expansion soit gênée latéralement par les glandes déjà existantes. La figure 10 représente la coupe méridienne d'un de ces bourgeons pleins, un peu ovoïde, et tangent latéralement à une grosse glande, tandis qu'il n'est séparé de l'autre cul-de-sac glandulaire que par l'épaisseur d'un capillaire.

Dans toutes les coupes en séries de larves d'âges divers, fixées et colorées par des procédés variés, je n'ai pas trouvé de rapports, ni de passages entre les bourgeons nés au-dessus de la basale, et que je considère comme des organes de la ligne latérale à leur apparition, et les bourgeons dermiques situés au-dessous de cette basale, et que je considère comme les origines des glandes à venin.

Si M. Ancel donne les figures 1 à 7 de son travail comme représentant les phases successives de l'évolution d'un même bourgeon glandulaire, c'est une interprétation, mais qui n'est pas suffisamment justifiée. Quant aux figures 8 à 16 de son mémoire, qui représentent la série des coupes d'un même bougeon, elles ne disent point autre chose que les miennes : à ce stade, le contact existe toujours entre le bourgeon et la basale ; mais le contact, même lorsqu'il est primitif et n'a jamais cessé d'exister, n'est pas une preuve de l'origine.

Des faits énumérés dans le précédent travail il résulte que la première ébauche des glandes cutanées n'est pas due à une prolifération des cellules de la couche profonde de l'épiderme ; c'est dans le derme, au-dessous de la lame basale de l'épiderme qu'apparaissent les premiers rudiments des glandes à venin. Si les cellules de l'ectoderme participent à la formation de ces glandes, ce ne peut être que dans la limite où elles participeraient à la formation du mésoderme lui-même, à une période très précoce du développement de l'embryon. Mais c'est une question que je n'ai pas à traiter ici. Je maintiens donc mes conclusions antérieures : les glandes cutanées de la Salamandre terrestre ont une origine mésodermique. Leurs rapports avec l'ectoderme et la formation de leur canal excréteur constituent des phénomènes secondaires.

XXIII

BIBLIOTHÈQUE DU LABORATOIRE ARAGO [1]

MÉMOIRES ET VOLUMES ISOLÉS

E (*Suite*)

Eimer (Th.). — Zoologische Studien auf Capri. I. Ueber *Beroe ovatus*, Leipzig, 1873.

[1] Voir *Notes et Revue* 1901, n°s 2, 4, 5, 1902, n°s 2, 3, 6, 7, et 1903, n° 1, 2, 5.

EIMER (Th.). — Zoologische Untersuchungen, mit besonderer Berücksichtigung der Biologie, Würzburg, 1874.

EIMER (Th.). — Uber künstliche Theilbarkeit von *Aurelia aurita* und *Cyanea capillata* in physiologische Individuen, Würzburg, 1874.

EIMER (Th.). — Ueber den Begriff des thierischen Individuum, Freiburg, 1884.

EISEN (G.). — Om *Aulorrhipis* och dess Förmodade Slägtskap med Spongiorna, Stockholm, 1874.

EISEN (G.). — Om Skandinaviens Lumbricider, Stockholm, 1874.

ELLIS (J.). — Essai sur l'histoire naturelle des Corallines, La Haye, 1756.

ELLIS (J.) and D. SOLANDER. — The natural history of many curious and uncommon Zoophytes, London, 1786.

ENCYCLOPÉDIE MÉTHODIQUE ou par ordre des matières, 7 vol. in-4°, Paris, 1832.

ESCHRICHT (D.-F.). — Anatomische Untersuchungen über die *Clione borealis*, Copenhague, 1838.

ESCHRICHT (D.-F.). — Anatomisk-physiologiske Undersögelser over Salperne, Copenhague, 1841.

ESCHSCHOLTZ (F.). — System der Acalephen, Berlin, 1829.

ESPER (E.-J.-C.). — Die Pflanzenthiere, 4 vol. in-4° et atlas, Nürenberg, 1791-1797.

ESTATISTICA DAS PESCAS MARITIMAS no continente do Reino e ilhas adjacentes nos annos de 1896, 1997 e 1898, Lisbonne, 1899.

EVERTS (E.). — Bijdrage tot de Kennis der Opalinen uit het Darmkanaal van Batrachiers.

EWING (J.). — Studies on ganglion cells, Utica (N. Y.), 1899.

EXPEDITION (DIE) ZUR PHYSIKALISCH-CHEMISCHEN UND BIOLOGISCHEN UNTERSUCHUNG DER OSTSEE in Sommer 1871 auf S. M. Avisodampfer « Pommerania », 1 vol. gr. in-4°, Berlin, 1873.

F

FABRE (J.-H.). — Souvenirs entomologiques, Paris, 1899.

FABRE (J.-H.). — Nouveaux souvenirs entomologiques, Paris, 1872.

FAGGIOLI (F.). — Della pretesa reviviscenza dei Rotiferi, Gènes, 1891.

FAIVRE (E.). — La question des générations spontanées, Lyon, 1860.

FALZACAPPA (E.). — Ricerche istologiche sul midollo spinale, Rome.

FARMER (J.-B.) et J.-E.-S. MOORE. — On the essential similarities existing betveen the heterotype nuclear divisions in Animals and Plants, Jena, 1895.

FATIO (V.). — Faune des Vertébrés de la Suisse, Genève, 1872-1890.

FAUNA (The) AND FLORA OF VALENCIA HARBOUR, on the West coast of Ireland, 1 vol. in-12, Dublin, 1900.

FAUROT (L.). — Etudes sur l'anatomie, l'histologie et le développement des Actinies, Paris, 18 5.

FAUVEL (P.). Recherches sur les Ampharétiens, Lille, 1897.

FAXON (W.). — Descriptions of new species of *Cambarus*, Boston, 1884.

Fée (F.). — Recherches sur le système latéral du nerf pneumo-gastrique des Poissons, Strasbourg, 1869.

Fenard (M.-A.). — Recherches sur les organes complémentaires internes de l'appareil génital des Orthoptères, Lille, 1896.

Férussac (Baron de). — Histoire naturelle générale et particulière des Mollusques, Paris, 1828.

Férussac (Baron de) et A. d'Orbigny. — Histoire naturelle des Céphalopodes acétabulifères, 2 vol., Paris, 1835-1848.

Fewkes (J.-W.). — New Invertebrata from the coast of California, Boston, 1889.

Filhol (H.). — Recherches zoologiques, botaniques et géologiques faites à l'île Campbell et en Nouvelle-Zélande, 2 vol., Paris, 1885.

Finot (A.). — Faune de la France. Insectes Orthoptères, Paris.

Fischer (H.). — Recherches anatomiques sur un Mollusque nudibranche appartenant au genre *Corambe*, Paris, 1891.

Fischer (H.). — Sur le développement du foie chez la Paludine, Paris, 1891.

Fischer (H.). — Recherches sur la morphologie du foie des Gastéropodes, Lille, 1892.

Fischer (P.). — Cétacés du Sud-Ouest de la France, Paris, 1881.

Fischer (P.). — Manuel de Conchyliologie, Paris, 1887.

Fischer (P.). — Nouvelle contribution à l'Actinologie française, Bordeaux, 1890.

Fischer (P.) et D.-P. Œhlert. — Expéditions scientifiques du « Travailleur » et du « Talisman », Brachiopodes, Paris, 1891.

Fischer (P.) et D.-P. Œhlert. — Mission scientifique du Cap Horn, Brachiopodes, Autun, 1892.

Fish (P.-A.). — The terminology of the nerve cell, 1894.

Fish (P.-A.). — The use of formalin in neurology, Washington, 1895.

Florance (A.-A.). — De la distomatose chez l'Homme et les Animaux, Strasbourg, 1866.

Flower (H.-W.). — Recent memoirs on the Cetacea by Professors Eschricht, Reinhardt and Lilljeborg, London, 1876.

Fockeu (H.). — Contribution à l'histoire des Galles. Etude anatomique de quelques espèces, Lille, 1889.

Fodera (F.-A.). — La funzione cromatica nei Cameleonti, Palerme, 1887.

Fol (H.). — Ein Beitrag zur Anatomie und Entwickelungsgeschichte einiger Rippenquallen, Berlin, 1869.

Fol (H.). — Etudes sur les Appendiculaires du détroit de Messine, Genève, 1872.

Fol (H.). — Note sur l'origine première des produits sexuels, 1875.

Fol (H.). — Sur le commencement de l'hénogénie chez divers Animaux, Genève, 1877.

Fol (H.). — Recherches sur la fécondation et le commencement de l'hénogénie chez divers Animaux, Genève, 1879.

Fol (H.). — Contribution à la connaissance de la famille des *Tintinnodea*, Genève, 1881.

Fol (H.). — Sur le *Sticholonche Zanclea* et un nouvel ordre de Rhizopodes, Genève, 1883.

Fol (H.). — Zoologie générale. Leçons données à l'Université de Genève pendant le semestre d'hiver 1882-1883, 2 fasc., Genève, 1884.

Fol (H.). — Le quadrille des centres. Un épisode nouveau dans l'histoire de la fécondation, Genève, 1891.

Fol (H.). — Die erste Entwickelung des Geryonideneies, Jena.

Folin (L. de). — Constitution méthodique de la famille des *Chemnitzidæ*, Lyon, 1885.

Folin (L. de). — Les *Bathysiphons;* premières pages d'une monographie du genre, Bordeaux, 1887.

Folin (L. de). — Quelques aperçus sur le sarcode des Rhizopodes réticulaires, Paris, 1887.

Folin (L. de). — Aperçus sur le sarcode des Rhizopodes réticulaires, Paris, 1888.

Folin (L. de). — Rhizopodes réticulaires, Biarritz, 1888.

Forbes (E.). — A history of british Starfishes, London, 1841.

Forbes (E.).— A monographe of the british naked-eyed *Medusa*, London, 1848.

Forbes (E.) and S. Hanley. — A history of british Mollusca and their shells, 4 vol., London, 1853.

Forbes (E.). — The natural history of the european seas, London, 1859.

Forel (F.-A.). — Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Najaden, Würzburg, 1866.

Forel (A.). — Etudes myrmécologiques en 1878 avec l'anatomie du gésier des Fourmis, Lausanne, 1878.

Forest (J.). — L'Autruche, son importance économique depuis l'antiquité jusqu'au dix-neuvième siècle, Paris, 1895.

Fraipont (J.). — Recherches sur les Acinétiniens de la côte d'Ostende, Bruxelles, 1878.

Fraipont (J.). — Appareil excréteur des Trématodes et des Cestodes, Bruxelles, 1880.

Paru le 25 Septembre 1903.

Les directeurs :
G. Pruvot et E.-G. Racovitza.

Le gérant : Charles Schleicher.

Eug. MORIEU, Imp.-Grav., 140, Boul. Raspail. Paris (6e) — Téléphone : 704-75

ARCHIVES

DE

ZOOLOGIE EXPÉRIMENTALE ET GÉNÉRALE

FONDÉES PAR

H. DE LACAZE-DUTHIERS

PUBLIÉES SOUS LA DIRECTION DE

G. PRUVOT
Chargé de Cours à la Sorbonne
Directeur du Laboratoire Arago

ET

E. G. RACOVITZA
Docteur ès sciences
Sous-Directeur du Laboratoire Arago

4e SÉRIE, T. I. NOTES ET REVUE 1903. N° 9

XXIV

LA REPRODUCTION SEXUÉE CHEZ *PTEROCEPHALUS*

par

L. Léger et O. Duboscq

Nous avons déjà fait connaître (*C. R. Ac. Sc. 20 Mai 1902*) les principales particularités de la reproduction sexuée chez les Grégarines du genre *Pterocephalus* et montré que, chez ces animaux, la conjugaison est anisogame au plus haut degré, la Grégarine mâle donnant des spermatozoïdes très petits, virguliformes, et la femelle des œufs gros, ovoïdes allongés et chargés de réserve. Nous revenons aujourd'hui sur cette question, en insistant plus particulièrement sur le développement des éléments sexuels que nous avions trop brièvement esquissé.

Nous avons continué l'étude du *Pterocephalus nobilis* A. Schneider, parasite de *Scolopendra cingulata* Latr.

A l'approche de la conjugaison, les deux sporadins, mâle et femelle, deviennent massifs et presque globuleux, par un ratatine-

ment général accompagné d'une rétraction du protomérite qui s'est invaginé dans le deutomérite, après avoir perdu toute trace d'appendices. La cornicule elle-même est devenue indistincte, mais sa *vacuole chromatique*, que nous croyons devoir maintenant désigner sous le nom de *noyau protoméritique*, est encore intacte.

Après l'accolement, les deux conjugués de plus en plus contractés, sécrètent une épaisse couche mucilagineuse qui se durcit, et ainsi se forme un kyste à peu près sphérique nettement divisé en deux hémisphères occupés chacun par une Grégarine. Le plan de séparation est, à ce moment, équatorial et il correspond à la ligne de contact des protomérites ainsi que le montre la position respective des deux noyaux protoméritiques (fig. 1).

Dès ce stade, on peut distinguer la Grégarine mâle de la Grégarine femelle, mais seulement d'après la nature du cytoplasme deutoméritique, car les deux protomérites avec leur noyau sont identiques.

Dans la Grégarine mâle, le cytoplasme deutoméritique est constitué par un réseau dont les mailles ne contiennent, en dehors des fines granulations fondamentales, que de rares grains épars, fortement sidérophiles. En outre, en dedans de la surface d'accolement, se distingue une plage d'une épaisseur de 3 à 5 μ, formée d'éléments acidophiles homogènes, juxtaposés, qui donnent l'image d'un champ musculaire coupé transversalement (*p* fig. 1).

Cette plage musculoïde n'existe pas chez la femelle dont le cytoplasme est d'ailleurs différent, car son réseau alvéolaire est plus net et toutes les mailles portent de nombreux petits corpuscules de réserve, faiblement colorables, et de forme variée (fuseaux, disques, plaquettes, larmes ou simples grains).

Dans les deux Grégarines les noyaux du deutomérite sont semblables. Sphériques, de 40 à 120 μ de diamètre selon la taille des kystes, ils montrent une membrane assez épaisse se colorant fortement par les colorants plasmatiques. A leur intérieur, la substance chromatique se présente sous la forme de grains très denses étroitement serrés et disposés sur un réseau (*N* fig. 1). Le suc nucléaire est incolore.

Les premiers changements qui s'effectuent dans les Grégarines conjuguées consistent dans la disparition de la membrane nucléaire qui se dissout, et l'éparpillement de tous les grains chromatiques dans le cytoplasme environnant. En une région de cette nébuleuse

chromatique on distingue bientôt, au milieu d'une zone archoplasmique radiée, quelques fins bâtonnets de chromatine. Il n'est pas douteux que ce soit là l'ébauche du premier noyau de segmentation et que tout le reste de la substance chromatique représente de la matière nucléolaire rejetée ; mais nous n'avons pas encore le matériel pour suivre en détail la première mitose.

Après la dissolution du noyau primitif, on voit à la périphérie du cytoplasme des deux Grégarines, une zone sombre formée de nombreux petits grains chromatiques sans doute issus de la matière nucléolaire éparpillée. Nous l'appellerons *zone corticale des grains sidérophiles* (*z* fig. 2).

Les noyaux issus de la première division se multiplient rapidement par mitose et restent d'abord cantonnés vers le centre de la Grégarine où se trouvait le noyau primitif. Le mode de division rappelle les mitoses des métazoaires ainsi que cela a été observé chez nombre d'autres espèces. Toutefois nous noterons comme particularités :

1° La présence d'un corpuscule central en forme de grain simple ou géminé, très petit et bien distinct de l'appareil conique sidérophile dont l'ensemble a, pour nous, la valeur d'une sphère ou de la plaque polaire d'autres protozoaires. Ce corpuscule central se dédouble dès le commencement de la télophase (fig. 7).

2° L'existence d'un long chromosome axial (fig. 7) qui ne se coupe qu'à la fin de la télophase, tandis que les autres chromosomes ont suivi le schéma classique. Après sa division, le chromosome axial paraît, en se condensant, donner naissance au premier karyosome qui, dès la reconstitution du noyau, se trouve ainsi placé à l'opposé du centrosome lequel est permanent. Cette position du karyosome par rapport au centrosome est constante comme si ces deux éléments se repoussaient l'un l'autre. On expliquerait assez bien les positions respectives de ces deux éléments durant les différentes phases de la mitose, en admettant que karyosome et centrosome sont chargés d'électricité de même nom tandis que la chromatine possède une électricité de nom contraire. On expliquerait ainsi, en particulier, le rejet du karyosome dans le cytoplasme au moment de la mitose et la courbure que présente l'axe du fuseau.

A la suite de ces mitoses, les noyaux sont devenus nombreux et épars dans le cytoplasme des deux Grégarines. C'est alors qu'ils

gagnent la périphérie où ils se disposent d'abord en une seule couche régulière (fig. 3). Les noyaux protoméritiques ont disparu par karyolyse. La plage musculoïde éosinophile du mâle n'est plus visible et, à sa place, on trouve de grosses sphérules réfringentes faiblement colorables. Enfin la zone corticale des grains sidérophiles est devenue indistincte.

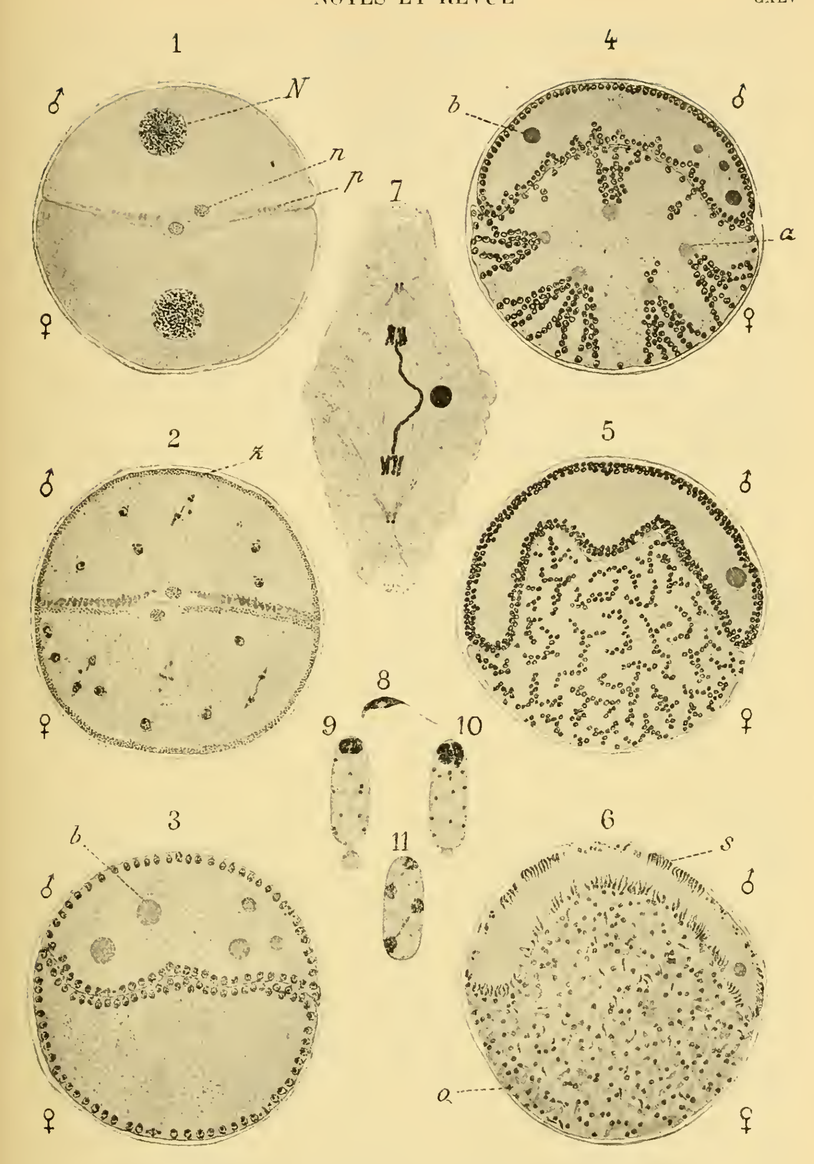
A partir de ce moment les deux Grégarines, mâle et femelle, vont subir une évolution bien différente. La Grégarine mâle continue à multiplier rapidement ses noyaux qui restent périphériques avec leur karyosome toujours opposé au centrosome qui est tourné vers l'extérieur. Puis, quelques légères invaginations radiaires se manifestent, augmentant ainsi la surface germinative (fig. 4).

A l'intérieur du cytoplasme, apparaissent de grosses balles chromatiques homogènes qui semblent issues des sphérules réfringentes remplaçant la plage musculoïde (*b* fig. 3 et fig. 4). Les noyaux très nombreux se disposent en plusieurs couches à la surface du corps. Ils sont devenus si petits qu'on ne distingue plus leurs éléments constitutifs. Arrivés au terme de leur multiplication, ils sont composés d'une masse chromatique en forme de larme à queue recourbée et retenant dans sa courbure une seconde masse chromatique plus étroite.

Ces noyaux mâles, enveloppés chacun d'une mince couche cytoplasmique, font d'abord saillie à la surface du corps grégarinien puis s'étirent pour former le spermatozoïde.

Les spermatozoïdes restent un instant fixés au corps maternel par leur extrémité filiforme ou queue, puis se détachent en laissant un énorme reliquat. Ce reliquat de la Grégarine mâle est constitué par un cytoplasme alvéolaire, clair, dans lequel se voient encore les balles chromatiques et de nombreux noyaux sexuels qui dégénèrent avant d'avoir terminé leur évolution. A la maturité du kyste, c'est le reliquat mâle seul qui constituera le pseudo kyste, après s'être entouré d'une membrane épaisse.

Chez la Grégarine femelle, les noyaux, qui se multiplient toujours très activement, ne restent pas périphériques. Ils s'avancent vers l'intérieur par files qui, groupées en faisceaux, forment des cônes à sommet tourné vers le centre. Ces cônes semblent déterminés par l'attraction d'une substance archoplasmique colorable qui constitue une petite masse au sommet de chacun d'eux (*a* fig. 4).



Evolution du kyste de *Pterocephalus nobilis* A. Schneider.

Fig. 1. *N*, noyau du deutomérite. *n*, noyau du protomérite. *p*, plage musculoïde de la Grégarine mâle. — Fig. 2. *z*, zone corticale des grains sidérophiles. — Fig. 3. *b*, balles homogènes chromatiques dans la Grégarine mâle. — Fig. 4. *a*, archoplasma au sommet des cônes de noyaux femelles ; *b*, balles homogènes chromatiques. — Fig. 5. Les noyaux femelles prennent la disposition réticulée. — Fig. 6. *s*, spermatozoïdes ; *o*, œuf. — Fig. 7. Mitose avec chromosome axial.— Fig. 8. Spermatozoïde. — Fig. 9. Œuf avant la fécondation. — Fig. 10. Fécondation. — Fig. 11. Deuxièmes divisions de l'œuf fécondé.

Avant d'avoir atteint la région centrale, les faisceaux de noyaux se dissocient en files, d'abord à peu près parallèles, qui se disposent ensuite en réseau à mailles incomplètes (fig. 5). Pendant ce temps, le cytoplasme se découpe en lobes, puis en lobules à la surface desquels se placent les noyaux définitifs. Enfin chaque lobule se divise à son tour en autant de parties qu'il y a de noyaux et ainsi se forment les œufs sans qu'il subsiste de reliquat.

Chaque œuf, d'abord ovoïde, devient rapidement cylindrique à bouts arrondis et mesure de 9 à 10 μ de long. Il ne montre pas de paroi différenciée. Son cytoplasme, chargé de grosses sphérules lécithiques, renferme de petits grains sidérophiles. Le noyau, toujours situé à l'un des pôles, est représenté par une masse chromatique comprenant deux ou trois corpuscules étroitement réunis (fig. 9).

Il importe de faire remarquer que, au moment où l'élément mâle va s'unir à l'œuf, celui-ci élimine par le pôle opposé au noyau, une certaine quantité de cytoplasme sous la forme d'une gouttelette contenant quelques grains sidérophiles. La présence de ces grains nous avait tout d'abord fait penser qu'il s'agissait là d'une véritable réduction chromatique. Mais ils sont trop semblables à ceux du réseau cytoplasmique pour être assimilés à des éléments nucléaires. La réduction est donc purement cytoplasmique (fig. 9).

Lorsque les œufs sont mûrs, les spermatozoïdes quittent le soma mâle (fig. 6) et se répandent à travers tous les œufs pour les féconder. Les spermatozoïdes (fig. 8) sont de petits éléments virguliformes de 7 μ de long environ, légèrement comprimés latéralement et presque uniquement formés de chromatine. On peut leur distinguer un petit *rostre* auquel fait suite le *corps* renflé antérieurement et légèrement incurvé, terminé par la *queue*. Le corps se colore plus intensément que le reste, car il renferme la chromatine sous la forme de deux masses, l'une occupant le côté convexe ou dorsal de l'élément, l'autre plus petite, ventrale, encastrée dans la concavité de la première. Entre ces deux masses chromatiques se voit, sur le côté ventral, un petit espace clair, comme une vacuole. La queue, environ une fois et demi plus longue que le corps, se montre comme un cil mobile dont l'extrémité paraît tronquée. Sur le vivant, on remarque en outre une fine membrane ondulante qui s'étend sur la face ventrale du spermatozoïde, de la base du rostre à la queue.

Pour la fécondation, le spermatozoïde pénètre dans l'œuf après avoir circulé quelque temps à sa surface. La pénétration se fait en un point quelconque, mais le plus souvent au pôle occupé par le noyau. A l'intérieur de l'œuf, l'élément mâle apparaît comme une petite virgule chromatique qui s'accole bientôt au pronucleus femelle (fig. 10). Puis, les deux pronucleus se fusionnent et le noyau de la copula, prenant l'aspect d'un noyau normal reste un temps notable au repos avant d'entrer en division.

Les deux premières mitoses paraissent se succéder sans intervalle de repos ; l'axe du fuseau de ces mitoses fait un angle aigu avec le grand axe de la copula. Au stade de quatre noyaux il y a manifestement un long repos pendant lequel se développe l'épaisse endospore. Enfin une division ultérieure aboutit à la formation des 8 noyaux des sporozoïtes.

XXV

AGGREGATA VAGANS N. SP. GRÉGARINE GYMNOSPORÉE PARASITE DES PAGURES

par

L. Léger et O. Duboscq

Nous désignons sous le nom d'*Aggregata vagans* n. sp. une nouvelle Grégarine à évolution entéro-cœlomique, voisine de l'*Aggregata cœlomica* Léger, du *Pinnotheres pisum* Penn. Nous avons rencontré cette espèce chez les *Eupagurus Prideauxi* Leach, provenant de Banyuls.

Comme chez les Pinnothères, on observe chez les Pagures infestés des grégarines polycystidées intestinales, libres ou sous-épithéliales et des kystes cœlomiques appendus au tube digestif. Nous pensons que ces différentes formes se rattachent à l'évolution d'un seul et même parasite.

Forme intestinale. — Sous la forme polycystidée intestinale, les parasites sont, à l'état adulte, accouplés par deux à la façon des Clepsidrines, c'est-à-dire par les extrémités de nom contraire. Chaque individu du couple mesure en moyenne 150 à 200 μ de longueur et l'individu antérieur ou primite est toujours plus gros et à protomérite plus massif que le postérieur ou satellite (fig. 1).

Il s'agit sans doute là d'une différence sexuelle. Les jeunes individus sont solitaires.

La forme générale du corps est allongée, cylindrique ou plutôt légèrement comprimée. Le protomérite arrondi et un peu dilaté à son sommet, se termine par une petite zone claire en forme de calotte au centre de laquelle proémine un court mucron. Son cytoplasme granuleux, surtout à la partie postérieure, montre, en avant et de chaque côté, deux surfaces claires que nous interprétons comme la projection d'une zone annulaire hyaline. La partie granuleuse du cytoplasme protoméritique se colore fortement par les colorants nucléaires surtout chez les individus jeunes, et montre souvent, en outre, des inclusions chromatiques.

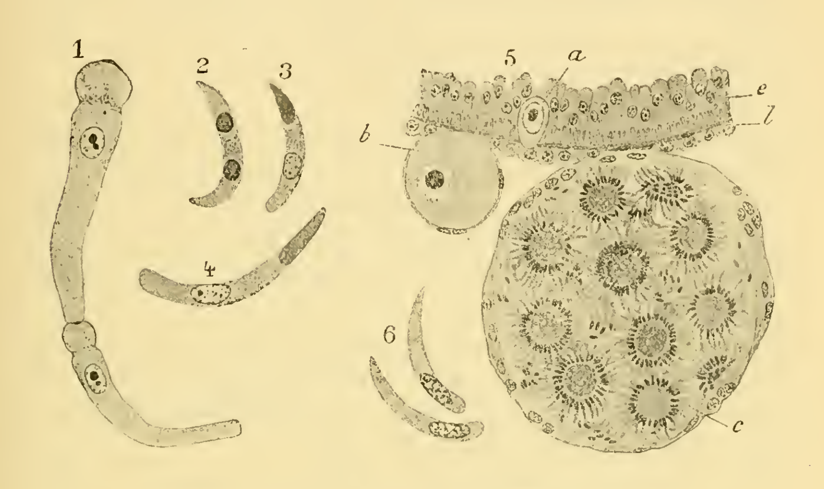
Le deutomérite est allongé, légèrement renflé dans sa partie antérieure qui contient le noyau, et tronqué à l'extrémité postérieure. Son cytoplasme à grains fins est bien moins colorable que celui du protomérite. Le noyau présente, sur le vivant, un contour très variable, tantôt rectangulaire, tantôt ovalaire, sans doute à cause du peu de résistance de sa paroi qui est mince et achromatique. Il montre un ou deux karyosomes selon la taille de la grégarine, et de petits grains chromatiques disposés sur un réseau. Le suc nucléaire ne se colore pas.

Comme *A. cœlomica*, *A. vagans* se rencontre non seulement libre dans la lumière intestinale, mais encore enfouie sous l'épithélium, étroitement appliquée contre la basale qu'elle refoule en la déplissant. La figure 5 représente la coupe transversale *a* d'une de ces grégarines dont l'extrémité antérieure faisait déjà une forte saillie dans le cœlome. Nous pensons qu'il s'agit là d'un stade de migration du parasite dans la cavité générale, migration qui s'effectue, comme on le voit, quand la Grégarine est déjà grosse.

Forme cœlomique. — Arrivées dans la tunique musculo-conjonctive de l'intestin, les Grégarines deviennent massives, globuleuses à protomérite indistinct. Leur cytoplasme se charge de grains discoïdes de paramylon. Elles grossissent rapidement retenues quelque temps par des phagocytes qui les accolent à la couche lymphoïde de l'intestin (fig. 5 *b*), puis, finalement, donnent des kystes cœlomiques dans lesquels se développent les sporozoïtes (fig. 5 *c*). Nous pensons que ces kystes résultent de la conjugaison de deux grégarines, car ils sont d'une taille bien supérieure à celle des plus

gros états végétatifs, mais nous n'avons pas observé les phases de cette conjugaison.

Les kystes mûrs sont sphériques, de 120 à 150 μ de diamètre, et enveloppés d'une épaisse couche de phagocytes. Ils renferment les sporozoïtes nus, groupés radialement en bouquets autour de reliquats centraux, globuleux vacuolaires, de 23 μ de diamètre en moyenne. Chacun de ces bouquets est l'homologue d'une spore de *Porospora*, mais leur taille étant beaucoup plus grosse, ils sont en nombre très restreint dans chaque kyste.



Aggregata vagans de *Eupagurus Prideauxi* Leach.

Fig. 1. Grégarine polycystidée intestinale ; couple. × 250. — Fig. 2, 3, 4. Différents stades des corps en croissant de l'intestin. × 1200. — Fig. 5. Coupe de l'intestin moyen montrant des Grégarines cœlomiques. *a*, coupe d'une grégarine franchissant la basale. *b*, forme cœlomique végétative. *c*, kyste mûr. *e*, épithelium intestinal. *l*, couche lymphoïde péri-intestinale. × 250. — Fig. 6. Deux sporozoïtes. × 1200.

Les sporozoïtes, longs de 15 μ, sont arqués et montrent dans leur moitié postérieure arrondie à son extrémité, un noyau long de 4 μ, à chromatine disposée en réseau (fig. 6). Au pôle du noyau tourné vers l'extrémité antérieure, se voit un petit grain géminé, entouré d'une aréole claire, et représentant sans doute le centrosome. Les sporozoïtes sont toujours attachés au reliquat par leur extrémité postérieure c'est-à-dire celle occupée par le noyau (fig. 5 *c*). L'extrémité opposée est acuminée. Enfin le cytoplasme finement granuleux se colore fortement par l'éosine.

Nous avons observé des kystes cœlomiques, semblables à ceux

que nous venons de décrire, chez *Eupagurus sculptimanus* Lucas de la même localité.

Comme pour l'*A. cœlomica*, nous ne savons pas s'il y a ici des formes intestinales évoluant complètement dans l'intestin, mais nous n'avons pas observé de kystes dans le tube digestif des Pagures. Par contre, nous avons rencontré une fois, dans l'intestin d'*Eupagurus Prideauxi*, des corps en croissant de taille variée qui ont tout à fait l'aspect de jeunes sporozoaires.

Les plus petits de ces corps mesurent 15 μ de long, comme les sporozoïtes des kystes cœlomiques, mais ils montrent deux noyaux entre lesquels se voit un petit amas granuleux brunâtre de pigment (fig. 2). Chez ceux qui ont une taille un peu plus grande, l'un des noyaux dégénère par dissolution de la chromatine, en même temps qu'il s'allonge et se porte à l'une des extrémités du corps. L'autre noyau reste normal (fig. 3). Enfin, d'autres croissants, encore plus grands, montrent le noyau terminal dégénéré et réduit à une tache chromatique uniforme, tandis que l'autre est devenu un noyau grégarinien typique avec une membrane mince et un karyosome (fig. 4).

Dans l'intestin qui contenait ces corps en croissant se trouvaient de jeunes grégarines encore non accouplées, caractérisées par leur protomérite fortement colorable et leur deutomérite allongé avec un noyau sphérique à karyosome unique.

Les corps en croissant que nous venons de signaler, n'étaient leurs deux noyaux, ont toute l'apparence et les caractères chromatiques de sporozoïtes grégariniens et l'on est tenté de les considérer comme dérivant des sporozoïtes cœlomiques de l'*Aggregata vagans* dont il représenteraient les premiers stades du développement. Mais il y a trop de lacunes dans nos observations pour que nous puissions attacher une grande importance à cette hypothèse. Elle n'a toutefois rien d'invraisemblable si l'on se rappelle que, chez les Dactylophorides, il existe un noyau protoméritique (voir la note précédente). Or, comme les Pagures dévorent volontiers ceux d'entre eux qui ont quitté leur coquille protectrice, l'infection grégarinienne peut être directe par ingestion des kystes cœlomiques.

En terminant, nous ferons remarquer que les Grégarines à kystes cœlomiques gymnosporés, paraissent assez répandues chez les Décapodes. On connaît déjà celle des Pinnothères, nous en

signalons d'autres ici chez deux Pagures et nous en avons rencontré une autre espèce chez le *Portunus depurator* Leach. Cette dernière espèce diffère nettement de notre *A. vagans* par ses sporozoïtes qui sont plus trapus, et chez lesquels le noyau est tout à fait terminal.

XXVI

BIBLIOTHÈQUE DU LABORATOIRE ARAGO [1]

MÉMOIRES ET VOLUMES ISOLÉS

F (*Suite*)

FRAIPONT (J.). — Nouveaux Vers parasites de l'*Uromastix acanthirunus*, Bruxelles, 1882.

FRAIPONT (J.). — Le rein céphalique du *Polygordius*, Bruxelles, 1884.

FRAISSE (P.). — Uber Zähne bei Vögeln, Wurzburg, 1880.

FRANÇOIS (P.). — Contribution à l'étude du système nerveux central des Hirudinées, Poitiers, 1885.

FRANCOTTE (P.). — Sur l'appareil excréteur des Turbellariés rhabdocœles et dendrocœles, Bruxelles, 1882.

FRANCOTTE (P.). — Sur l'anatomie et l'histologie d'un Turbellarié rhabdocèle, Bruxelles, 1883.

FRANCOTTE (P.). — Inclusion dans la paraffine, Bruxelles, 1884.

FRANCOTTE (P.). — Contribution à l'étude du développement de l'epiphyse et du troisième œil chez les Reptiles, Bruxelles, 1887.

FRANCOTTE (P.). — Recherches sur le développement de l'epiphyse, Liège, 1888.

FRANCOTTE (P.). — Note sur l'œil pariétal, l'épiphyse, la paraphyse et les plexus choroïdes du troisième ventricule, Bruxelles, 1894.

FRANCOTTE (P.). — Quelques essais d'embryologie pathologique expérimentale, Bruxelles, 1894.

FRANCOTTE (P.). — Contribution à l'étude de l'œil pariétal, de l'épiphyse et de la paraphyse chez les Lacertiliens, Bruxelles, 1896.

FRANCOTTE (P.). — Recherches sur la maturation, la fécondation et la segmentation chez les Polyclades, Bruxelles, 1897.

FRANCOTTE (P.). — Microtomes et méthodes d'inclusion, Bruxelles.

FRÉDÉRICQ (L.). — Génération et structure du tissu musculaire, Bruxelles, 1875.

FRÉDÉRICQ (L.). — Note sur la contraction des muscles striés de l'Hydrophile, Bruxelles, 1876.

FRÉDÉRICQ (L.). — Sur l'organisation et la physiologie du Poulpe, Bruxelles, 1878.

[1] Voir *Notes et Revue* 1901, nos 2, 4, 5, 1902, nos 2, 3, 6, 7, et 1903, no 1, 2, 5, 8.

Frédéricq (L.). — Nouvelles recherches sur l'autotomie chez le Crabe, Bruxelles, 1891.

Frédéricq (L.). — Manipulations de physiologie, Paris, 1892.

Frédéricq. (L.). — L'autotomie ou la mutilation active dans le règne animal, Bruxelles, 1893.

Fullarton (J.-H.). — On the larval and post-larval development of the brain of the lesser Sand-Eel (*Ammodytes tobianus*), Glasgow, 1895.

Fulliquet (G.). — Recherches sur le cerveau du *Protopterus annectens*, Genève, 1886.

Fulton (W.).— Description of the marine hatchery at Dunbar, Scotland, Washington, 1894.

Fulton (W.). — On the growth and maturation of the ovarian eggs of teleostean Fishes, Glasgow, 1898.

Fulton (W.). — An account of the contemporary work relating to fisheries, including abstracts of the more important papers, Glasgow.

G

Gaffron (E.). — Zum Nervensystem der Trematoden, Breslau.

Gage (S.-H.). — Life-history of the vermilion-spotted Newt (*Diemyctylus viridescens* Raf.), Ithaca, 1891.

Galeb (O.). — De l'œuf dans la série animale, Paris, 1878.

Garbowski (T.). — Hyperienartige Amphipoden des Mittelmeeres I. Theil: Die Sciniden, Wien, 1896.

Gardiner (J.-St.). — On the fungid Corals collected in the South Pacific, London, 1898.

Gareis (A.). — Die Bewirthschaftung des Meeres mit Rücksicht auf den adriatischen Golf, Wien, 1875.

Garman (S.-W.). — On the pelvis and external sexual organs of Selachians, Boston, 1877.

Garman (S.-W.). — *Pseudis*, the paradoxical Frog.

Garnault (P.). — Recherches anatomiques et histologiques sur le *Cyclostoma elegans*, Bordeaux, 1887.

Garstang (W.). — On some new or rare marine Animals recently discovered on the coast of Devonshire, Plymouth, 1892.

Garstang (W.). — On the development of the stigmata in Ascidians, Edinburgh, 1892.

Garstang (W.). — On the relations of Hesses *Doto uncinata* to te genus *Hancockia*, Plymouth, 1893.

Garstang (W.). — On the Gastropod *Colpodaspis pusilla* of Michael Sars, London, 1894.

Garstang (W.). — Budding in *Tunicata*, 1895.

Garstang (W.). — On some modifications of the Tunicate pharynx induced by the violent ejection of water.

Garstang (W.). — Faunistic notes at Plymouth during 1893-1894, Plymouth.

Garstang (W.). — Report on the *Tunicata* of Plymouth, Plymouth.

Gascard (A.). — Contribution à l'étude des Gommes laques des Indes et de Madagascar, Paris, 1893.

Gaskell (W.-H.). — On the relation between the structure, function, distribution and origin of the cranial nerves.

Gaskell (W.-H.). — On the origin of Vertebrates, deduced from the study of *Ammocœtes*.

Gassies (J.-B.). — Tableau méthodique et descriptif des Mollusques terrestres et d'eau douce de l'Agenais, Paris, 1849.

Gassies (J.-B.) et Fischer (P.). — Monographie du genre *Testacella*, Paris, 1856.

Gassies (J.-B.). — Catalogue raisonné des Mollusques terrestres et d'eau douce de la Gironde, Paris, 1859.

Gassies (J.-B.). — Catalogue des Mollusques terrestres et d'eau douce du département de Lot-et-Garonne, Bordeaux, 1863.

Gassies (J.-B.). — Faune conchyliologique terrestre et fluvio-lacustre de la Nouvelle-Calédonie, Paris, 1863.

Gassies (J.-B.). — Note sur l'animal du *Succinea longiscata* Morelet, Bordeaux, 1864.

Gaudry (A.). — Mémoire sur les pièces solides des Stellérides, Paris, 1852.

Gaudry (A.). — Contemporanéité de l'espèce humaine et de diverses espèces animales aujourd'hui éteintes, Paris, 1861.

Gaupp (E.). — A. Eckers und R. Wiedersheim's Anatomie des Frosches auf Grund eigener Untersuchungen durchaus neu bearbeitet, Braunschweig, 1901.

Gayon (U.). — Recherches sur les altérations spontanées des œufs, Paris, 1875.

Gebhardt (W.). — Uber die Bastardierung von *Rana esculenta* mit *Rana arvalis*. (Ein weiterer Beitrag zur Bastardierung zwischen den einheimischen Anurenarten), Breslau, 1894.

Geddes (P.). On the life-history of *Spirillum*, *London*, 1878.

Geddes (P.). — On the mechanism of the odontophore in certain *Mollusca*, Londres, 1879.

Geddes (P.). — On the histology of the pedicellaria and the muscles of *Echinus sphæra*, Edinburgh, 1881.

Geddes (P.). — On the nature and functions of the " yellow cells " of Radiolarians and Cœlenterates, Edinburgh, 1882.

Geddes (P.). A re-statement of the cell theory, Edimbourg, 1883.

Geddes (P.) et A. Thompson. The evolution of sex, London, 1889.

Gegenbaur (C.). — Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Land-Pulmonaten, Leipzig, 1852.

Gegenbaur (C.). — Ueber *Phyllosoma*, Leipzig, 1853.

Gegenbaur (C.). — Bemerkungen über *Pilidium gyrans*, *Actinotrocha branchiata* und *Appendicularia*, Leipzig, 1853.

Gegenbaur (C.). — Zur Lehre vom Generationswechsel und der Fortpflanzung bei Medusen und Polypen, Würzburg, 1854.

Gegenbaur (C.). — Beiträge zur näheren Kenntniss der Schwimmpolypen (Siphonophoren), Leipzig, 1854.
Gegenbaur (C.). — Untersuchungen über Pteropoden und Heteropoden, Leipzig, 1855.
Gegenbaur (C.). — Ueber den Entwicklungscyclus von *Doliolum*, nebst Bemerkungen über die Larven dieser Thiere, Leipzig, 1856.
Gegenbaur (C.). Versuch eines Systemes der Medusen, Leipzig, 1857.
Gegenbaur (C.). — Ueber die Entwickelung der *Sagitta*, Halle, 1857.
Gegenbaur (D.). — Neue Beiträge zur näheren Kenntniss der Siphonophoren, Berlin, 1859.
Gegenbaur (C.). — *De Animalium plantarumque regni terminis et differentiis*, Leipzig, 1860.
Gegenbaur (C.). — Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie der Wirbelsaüle bei Amphibien und Reptilien, Leipzig, 1862.
Gegenbaur (C.). — Ueber den Brustgürtel und die Brustflosse der Fische, Iena, 1865.
Gegenbaur (C.). — Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie der Wirbelthiere, Leipzig, 1865.
Gegenbaur (C.). Zur vergleichenden Anatomie des Herzens, Iena, 1865.
Gegenbaur (C.). — Ueber die Entwickelung der Wirbelsaüle des *Lepidosteus*, mit vergleichend-anatomischen Bemerkungen, Iena, 1866.
Gegenbaur (C.). — Beiträge zur Kenntniss des Beckens der Vögel, Iena, 1870.
Gegenbaur (C.). — Ueber die Nasenmuscheln der Vögel, Iena, 1871.
Gegenbaur (C.). — Manuel d'Anatomie comparée, trad. franç., Paris, 1874.
Gegenbaur (C.). — Vergleichende Anatomie der Wirbelthiere, Leipzig, 1898.
Gegenbaur (C.). — Ueber primäre und secundäre Knochenbildung mit besonderer Beziehung auf die Lehre vom Primordialcranium.
Gegenbaur (C.) — Ueber die Bildung des Knochengewebes, Iena.
Gegenbaur (C.). — Ueber *Diphyes turgida* n. sp., nebst Bemerkungen über Schwimmpolypen, Leipzig.
Gemellini (E.). — Contributo alla conoscenza della struttura della ghiandola pituitaria nei Mammiferi, Paris, 1900.
Geoffroy (J.). L'anatomie et la physiologie d'Aristote, Paris, 1878.
Geoffroy Saint-Hilaire (I.). — Considérations générales sur les Mammifères, Paris, 1826.
Geoffroy Saint-Hilaire (I.). — Histoire naturelle générale des règnes organiques, Paris, 1854-1860.
Geoffroy Saint-Hilaire (I.). — Classification ternaire du règne animal, Paris, 1860.
Gerould (J. H.). — A viviparous Holothurian, Boston, 1898.
Gervais (P.). — Zoologie. Reptiles vivants et fossiles, Paris, 1869.
Gervais (P.). — Mammifères, Paris, 1870.
Gervais (P.). — Mammifères dont les ossements accompagnent les dépôts de chaux phosphatée des départements de Tarn-et-Garonne et du Lot, Paris, 1873.
Gervais (P.). — Ostéologie du Sphargis luth (*Sphargis coriacea*), Paris.

GERVAIS (P.). — Mémoire sur les formes cérébrales propres aux Marsupiaux, Paris.
GERVAIS (P.). — Mémoire sur les formes cérébrales propres aux Carnivores vivants et fossiles, Paris.
GERVAIS (P.). Remarques sur l'Anatomie des Cétacés de la division des Balénidés, Paris.
GERVAIS (P.). — Mémoire sur les formes cérébrales propres aux Edentés vivants et fossiles, Paris.
GERVILLE-RÉACHE. — Rapport général sur la pêche de la Sardine, Paris, 1888.
GIARD (A.). Synopsis de la faune marine de la France septentrionale, Paris, 1886.
GIARD (A.). — La castration parasitaire et son influence sur les caractères extérieurs du sexe mâle chez les Crustacés décapodes, Paris, 1887.
GIARD (A.) et J. BONNIER.. — Contributions à l'étude des Bopyriens, Lille, 1887.
GIBSON (Harvey R.-J.). — Anatomy and physiology of *Patella vulgata*, Edinburgh, 1885.

TABLE SPÉCIALE DES NOTES ET REVUE

1903. [4]. Vol. I

Articles originaux

Revues critiques

Comptes rendus bibliographiques

Catalogue de la Bibliothèque du Laboratoire Arago

NUMÉRO SUPPLÉMENTAIRE

Paru le 29 Septembre 1903.

Les directeurs :
G. PRUVOT et E.-G. RACOVITZA.

Le gérant : CHARLES SCHLEICHER.

Eug. MORIEU, Imp.-Grav., 140, Boul. Raspail. Paris (6e) — Téléphone : 704-75

SCOPELODROMUS ISEMERINUS

GENRE NOUVEAU ET ESPÈCE NOUVELLE

DE

DIPTÈRES MARINS

PAR

RENÉ CHEVREL

J'ai trouvé à Saint-Briac (Ille-et-Vilaine) un Diptère marin formant un nouveau genre de Chironomidés.

Dès que la mer, en se retirant, laisse à sec les rochers couverts d'algues et de balanes des côtes granitiques bretonnes, la surface des petites flaques d'eau, contenues dans les cuvettes creusées par le jeu des vagues, se peuple d'une multitude de petits moucherons appartenant aux genres *Chironomus* et *Clunio*. De temps à autre, du moins à Saint-Briac, l'œil qui les observe se trouve particulièrement attiré par le vol rapide d'une espèce un peu plus grosse, de couleur plus sombre, qui se mêle temporairement à eux et les quitte bientôt pour aller explorer les bords de la cuvette et surtout les parois humides qui encadrent ou avoisinent celle-ci. Déployant à demi ses ailes, qu'un léger frémissement agite, elle arpente, en tous sens, les rochers avec une extrême agilité. Elle semble courir et cette particularité m'a déterminé à lui donner le nom générique de *Scopelodromus*.

Elle n'apparaît qu'à certaines époques et toujours au moment des syzygies. Ce dernier fait s'explique aisément. L'Insecte passe sa vie larvaire au milieu des algues et des balanes *au-dessous du niveau*

des basses mers de quadrature, et comme sa chrysalide semble ne pouvoir se transformer en imago que lorsque la couche d'eau qui la recouvre est très mince, cette transformation s'opère tout naturellement aux syzygies, lorsque la mer abandonne les rochers où vécut la larve. Quant aux époques d'apparition, elles sont évidemment liées à la durée de l'état larvaire, que malheureusement je n'ai pu réussir à déterminer. Il est probable qu'entre la ponte et l'état parfait, il s'écoule un espace de six mois environ ; il y aurait donc, si cette hypothèse est fondée, deux générations dans l'année, séparées par un intervalle de six mois chacune. J'ai pu constater que la première paraît, suivant l'état de la température, à la fin de mars ou au commencement d'avril, et la dernière, à la fin de septembre ou au commencement d'octobre, c'est-à-dire, pour les deux, aux environs des équinoxes. Le nom de *isemerinus* que j'applique à l'espèce est destiné à rappeler cette particularité. Mais n'y a-t-il pas d'autres apparitions que celles que j'ai observées? Éloigné, la plus grande partie de l'année, des parages où vit cette Mouche, il m'a été jusqu'ici impossible de la suivre dans ses diverses manifestations ; je ne sais si elle se montre en mai, juin et juillet ; je ne la trouve ni en août ni dans la première quinzaine de septembre ; en revanche, elle se rencontre pendant tout le mois d'avril et pendant tout le mois d'octobre, mais elle est déjà rare à la fin de chacun de ces deux mois.

Les deux sexes sont ailés ; les mâles sont beaucoup plus nombreux que les femelles ; il est difficile, pour ne pas dire impossible, d'établir leur proportion relative ; elle est d'ailleurs variable suivant les jours. Je l'évalue très approximativement à 10 pour 1, et je pense être au-dessous de la vérité. Cette particularité s'applique également aux autres Chironomidés marins des côtes de France, c'est-à-dire aux espèces du genre *Clunio* et à une espèce de *Chironomus*, très commune à Saint-Briac, signalée en France pour la première fois par Moniez sur les côtes du Boulonnais.

La Femelle a des caractères presque identiques à ceux du mâle.

Scopelodromus se différencie de tous les autres Chironomidés par

les antennes formées de 7 articles dans les deux sexes et un peu par la nervation des ailes.

Description du Mâle.

Long de 2 mm. 1/2 à 3 mm. 1/2, le mâle, vu à distance, paraît noir : en réalité il est d'un brun assez foncé sur les parties supérieures du corps et particulièrement du thorax, et un peu plus clair aux pattes et sur la face inférieure de l'abdomen.

Tête. — La tête, assez nettement détachée, est allongée transversalement et d'une largeur à peu près égale à celle du thorax ; le vertex et le front sont couverts de poils fins et courts ; ceux du cadre qui borde les yeux ont l'apparence de faibles soies arquées ; la face est nue. L'épistome, saillant en forme de museau, est garni d'assez fortes soies. Les yeux sont ronds ou légèrement elliptiques, noirs, fortement écartés l'un de l'autre : l'intervalle qui les sépare égale à peu près deux fois le diamètre transversal d'un œil. Pas d'ocelles. Les antennes, d'un brun foncé, sont dirigées obliquement en avant ; elles sont droites, courtes, sensiblement égales à la largeur de la tête, non plumeuses, formées de 7 articles finement velus et portant chacun quelques soies (pl. I, fig. 3). Le premier article, le plus volumineux de tous, est coupé carrément en avant ; il est gros et arrondi, presque hémisphérique ; son diamètre transversal égale deux fois celui du dernier article et deux fois et demie celui des articles intermédiaires ; le second est allongé, un peu plus large à son extrémité distale ; il présente vers sa base une légère saillie en forme de bosse. Les quatre suivants sont petits, arrondis, presque contigus ; le dernier, conique, de la longueur du second, porte à son sommet un petit mamelon.

Les palpes (pl. I, fig. 4) ont une longueur au moins égale à celle des antennes ; le plus souvent ils sont plus longs. Composés en apparence de 5 articles, ils n'en ont que 4 en réalité. Le premier paraît double en effet ; il a la forme générale d'un champignon, et présente ainsi deux parties : un pied et un chapeau (pl. I, fig. 4). Le pied (*p*)

de forme obconique, assez court, est finement velu, mais dépourvu de soies; le chapeau (*ch*) aplati, discoïde, d'un diamètre supérieur au précédent, porte quelques fortes soies en plus du revêtement général de poils fins. Si l'on examine ces parties par la face inférieure, elles paraissent unies l'une à l'autre par une articulation mobile et semblent ainsi appartenir à deux articles distincts ; mais si on les considère par la face supérieure, on constate que le tégument de l'une se continue sans modification avec le tégument de l'autre. La séparation n'est donc pas complète et les deux parties appartiennent à un seul et même article. Le 2[e] article, légèrement pédiculé, est sphérique et d'un diamètre supérieur aux autres ; le 3[e] est cylindrique et le 4[e], de même forme, est un peu plus long et plus étroit. Tous sont couverts de poils fins et portent en outre quelques soies de longueurs diverses.

Chaque palpe est porté par une saillie de la joue en forme de cône renversé; la portion basale du 1[er] article peut s'y loger en partie, de sorte que, grâce à cette particularité, le palpe peut s'allonger ou se raccourcir à la volonté de l'animal.

La bouche est assez compliquée; je me contenterai d'en donner une description succincte. Du bord inférieur de l'épistome part une pièce triangulaire, mince, assez difficile à voir, qui correspond par sa situation au rostre des Brachycères. Elle est assez courte et laisse voir, au-dessous et en avant d'elle, une paire de lames minces, transparentes, arrondies à leur extrémité, qui se soudent partiellement sur la ligne médiane, et ferment, de concert avec la pièce triangulaire, la face dorsale de la cavité buccale (pl. I, fig. 5 *lm*). Du côté ventral, deux appendices mobiles, formés chacun de deux articles, se détachent du bord antérieur du *submentum* et font saillie en avant des autres pièces buccales (pl. I, fig. 5, *tr*); ils ont l'apparence de deux petits palpes cylindriques, parallèles entre eux et à l'axe principal de la tête. La trompe proprement dite manque; elle est remplacée par ces deux appendices qui peuvent s'écarter ou se rapprocher au gré de l'insecte, et tout particulièrement par leur article terminal dont la paroi interne, lisse et membraneuse, m'a paru pou-

voir se gonfler à l'instar du disque buccal de la Mouche commune.

La bouche renferme en outre un certain nombre de pièces internes que l'examen direct ne m'a pas permis d'homologuer aux pièces buccales des Brachycères; les diverses parties de la bouche exigeraient une étude comparative approfondie qu'il ne m'a pas été possible de faire jusqu'ici.

Thorax. — Le thorax, brun foncé dans son ensemble, est fortement bombé ; sa partie antérieure forme un court capuchon incapable d'abriter la tête (pl. I, fig. 2). Vu par sa face supérieure, le mésothorax présente la forme générale d'un hexagone allongé d'avant en arrière ; l'angle antérieur, qui forme la pointe du capuchon, et surtout l'angle postérieur, qui se rattache au scutellum, sont largement arrondis ; trois lignes longitudinales de poils, dont deux latérales et une médiane qui se bifurque en arrière, s'étendent dans toute la longueur du mésothorax.

Le pectus, bien développé, à la forme d'une bosse de Polichinelle dirigée en bas et en arrière (fig. 2, *pc*).

Le scutellum très bombé affecte la forme d'un triangle à côtés légèrement convexes.

Le métanotum est fortement accusé ; son bord antérieur est concave et embrasse assez étroitement l'angle postérieur du scutellum dont il n'est séparé que par un faible intervalle ; son bord postérieur est arrondi et convexe ; les deux bords latéraux sont parallèles entre eux et à l'axe du corps ; le métanotum et le scutellum sont d'égale largeur.

Pattes. — Les pattes atteignent environ une fois et demie la longueur du corps ; les antérieures sont séparées des pattes moyennes par toute la largeur du pectus, de telle sorte que les deux premières paires sont beaucoup plus éloignées l'une de l'autre à leur base que la deuxième et la troisième qui se touchent presque. C'est la troisième paire qui est la plus longue et la première la plus courte. La hanche de celle-ci est grosse et courte ; le trochanter mesure environ la moitié de la longueur et la moitié de la largeur de la hanche.

La cuisse est allongée et légèrement renflée dans sa moitié supérieure ; elle est carénée dans toute sa longueur du côté externe ; la jambe, plus étroite et plus longue que la cuisse, porte à son extrémité distale deux épines courtes et droites. Le premier article du tarse ou métatarse, plus étroit et plus court que la jambe, est à lui seul aussi long que les quatre articles suivants du tarse ; le deuxième n'atteint pas la moitié de la longueur du premier, mais il est beaucoup plus long que le troisième ; le deuxième et le troisième tarsiens sont légèrement élargis à leur extrémité inférieure. Le quatrième article (pl. I. fig. 13) est court et assez profondément échancré en cœur inférieurement ; le dernier, obconique et allongé, se termine par deux griffes et un *empodium* qui méritent une mention spéciale.

La griffe externe est normale (fig. 15), mais la griffe interne est profondément modifiée (fig. 14). La griffe normale se compose d'un manche et d'une lame ; le manche, aplati de droite à gauche, est presque aussi large que haut ; son extrémité supérieure se recourbe à angle droit en une lame faiblement arquée qui constitue la griffe proprement dite (*gr. n.* fig. 15). La base du manche porte en avant une sorte de tubercule pointu, au sommet duquel s'insère une soie, déjetée en dehors, qui se distingue aisément des soies voisines, implantées sur le dernier article du tarse, par sa plus grande largeur (fig. 15, *s*). La griffe modifiée se compose également d'un manche et d'une lame réunis à angle obtus. De même longueur que la griffe normale, elle est par contre plus épaisse et surtout plus large ; mais ce qui constitue son originalité, c'est d'avoir son extrémité libre terminée, non en crochet, mais en une sorte de spatule légèrement creusée en cuiller sur sa face inférieure, et pourvue sur son contour, inégalement épais, de poils courts et tronqués, apparaissant, en vue optique, sous la forme de denticulations semblables à celles qui se voient sur les *pulvilli* de beaucoup d'insectes. Je pense que cette griffe modifiée joue un rôle dans l'acte de la copulation (fig. 14, *gr. m*). A la base de cette griffe, il existe, comme sur la griffe normale, une soie large, transparente, aplatie, (fig. 14, *s.*) par consé-

quent plutôt semblable à une flamme de vaisseau qu'à une formation pileuse ; ces deux soies par leur forme spéciale et leur insertion au sommet d'une sorte de mamelon, me paraissent avoir un rôle différent de celui des autres soies du cinquième article du tarse.

Enfin entre les deux griffes s'étend un *empodium* assez compliqué (fig. 16.) Il naît du milieu de l'échancrure articulaire du dernier tarsien, au-dessous et en arrière de l'insertion des crochets. Sa base est renflée en forme d'ampoule piriforme, irrégulière, creusée latéralement de petits sillons (fig. 16, *si*). Du col de l'ampoule part une tige creuse, diminuant de calibre jusqu'à son extrémité ; à une petite distance de son origine, elle décrit, de bas en haut, un arc plus ou moins accentué qui ramène au dessus des griffes la pointe de l'*empodium*. Le bord inférieur de cette tige émet de nombreuses branches qui sont elles-mêmes ramifiées.

Je dois faire observer que cette forme d'*empodium* n'est pas particulière à *Scopelodromus isemerinus* ; on la retrouve, avec quelques modifications, chez les autres Chironomidés. La plupart d'entre eux, sinon tous, présentent une curieuse particularité : les deux griffes d'une même patte, aussi bien chez les femelles que chez les mâles, sont presque toujours dissemblables.

Longueur des pattes × 44 d'un *Scopelodromus* ♂, long de 4 mm.

ARTICLES		1re paire de pattes	2e paire de pattes	3e paire de pattes
Hanche		18	18	21
Trochanter		9	9	8 1/2
Cuisse		66	97	99
Jambe		77	91	108
Tibia	1er article	44	36	51
	2e »	18	13	25
	3e »	12	10	14
	4e »	3	3	3
	5e »	7	7	7

La seconde et la troisième paires de pattes présentent entre elles et avec la première paire quelques différences portant principalement sur la longueur relative de leurs diverses parties. Le tableau ci-dessus

qui indique, en millimètres, environ 44 fois la plus grande longueur des articles des pattes d'un *Scopelodromus*, long de 4mm., permettra de saisir plus facilement ces différences.

On voit par ce tableau que la cuisse et la jambe vont en augmentant de longueur, de la première à la troisième paire ; la cuisse est plus courte que la jambe sauf à la seconde paire où le contraire a lieu ; la cuisse est toujours plus longue que le plus long article du tibia ; les trois premiers articles du tibia de la seconde paire sont plus courts que ceux de la première et de la troisième ; enfin, d'une manière générale, ce sont les articles de la paire postérieure qui ont les plus grandes dimensions. Les quatrième et cinquième tarsiens sont à peu près semblables ; il en est de même, quant aux dimensions, pour la hanche et le trochanter, mais la forme de la hanche varie d'une patte à l'autre. Celle de la première paire peut être comparée à un cône droit dont la génératrice serait curviligne convexe ; l'articulation du trochanter et de la hanche se trouve à la base du cône ; celle de la hanche et du prothorax près du sommet, où une échancrure profonde coupe obliquement la moitié supérieure du cône. La hanche de la seconde paire est tout autrement conformée ; elle ressemble assez à une coquille de mollusque bivalve peu profonde, allongée et terminée en pointe à son bord postérieur. C'est vers le sommet de la coquille que se fait l'articulation avec le trochanter ; près de là se voit un appendice cylindrique de couleur sombre, qui forme un buttoir destiné à empêcher la patte de se porter trop en arrière. L'ouverture de la coquille sert tout entière à l'articulation de la hanche avec le mésothorax. Enfin la hanche de la 3me paire procède de la même forme géométrique que celle de la première paire ; mais ici, la base est oblique par rapport à l'axe du cône, et c'est elle qui sert à son articulation avec le métathorax. Le sommet est comme tronqué et rendu irrégulier par la présence d'une légère saillie et de deux apodèmes qui servent à l'articulation du trochanter.

La saillie de la cuisse, chez la 2me et la 3me paires, est moins frappante que chez la première.

Les jambes de toutes les pattes portent deux faibles aiguillons à leur extrémité distale.

Enfin les divers articles des pattes sont couverts d'un fin duvet et tous, sauf le trochanter, portent en outre un nombre assez considérable de courtes soies ; cependant les hanches des 2me et 3me paires n'en présentent que sur une faible partie de leur surface.

Ailes. — Les ailes dépassent ordinairement l'extrémité de l'abdomen, la longueur relative de ces deux organes variant avec les individus (fig. 12). Elles s'appuient au repos sur le corps qu'elles recouvrent comme d'un toit. Leur surface est parsemée de petits poils très courts et très serrés, visibles seulement à un fort grossissement et présentant, quand on les voit à une faible amplitude, l'aspect de petites ponctuations. Le contour de l'aile est cilié, mais les cils sont de grandeurs inégales. Ceux du bord antérieur sont gros, raides, à peu près identiques, et disposés sur plusieurs rangées ; leurs dimensions s'atténuent vers la pointe de l'aile où ils se montrent fins et mous ; puis tout en restant fins, ils s'allongent graduellement le long du bord postérieur jusqu'au lobe de la base de l'aile. Dans toute l'étendue de ce bord ils sont de deux sortes ; les uns plus longs, les autres plus courts, ceux-ci ordinairement intercalés entre les premiers ; la plus grande différence de taille est au lobe alaire.

L'aile a la forme générale d'un rectangle trois fois moins haut que long ; elle est largement arrondie à sa pointe et légèrement ondulée sur son bord postérieur et le long de la partie membraneuse de sa base. Celle-ci, dont la direction est perpendiculaire à l'axe longitudinal, se continue à angle droit jusqu'au voisinage de l'insertion de l'aile, par deux lobules anaux d'inégal développement ; le basal est le plus grand ; son bord est épaissi et porte de longs cils qui manquent au second.

La nervation des ailes se rapproche beaucoup de celle des *Chironomus*. La première longitudinale est double ; la branche antérieure se termine un peu après le milieu du bord marginal ; elle est beaucoup moins accusée que la suivante et s'en détache, suivant les individus,

à une distance plus ou moins grande de sa base; il résulte de cette particularité que l'aspect de l'aile varie d'une manière assez frappante pour m'avoir laissé supposer, pendant quelque temps, que j'étais en face de deux espèces. La base de la première branche porte quelques soies longues et fines. La deuxième branche ou branche principale est très nette et fortement colorée, surtout dans sa première moitié; elle est garnie dans toute son étendue de soies courtes et fortes et va se terminer à l'origine du dernier quart de la marginale. La deuxième longitudinale manque: la troisième est aussi nette et aussi fortement colorée que la branche principale de la première: elle prend naissance d'une manière assez vague vers le milieu de la première et va se terminer à l'extrémité de la marginale, un peu avant la pointe de l'aile; elle porte également des soies courtes et fortes dans toute son étendue. Cette nervure reste à une faible distance de la première; elle décrit ensuite une courbe qui se rapproche insensiblement de la marginale, de sorte que la rencontre de ces deux nervures se fait sous un angle très aigu. La cellule comprise entre ces trois nervures est de ce fait longue et étroite, et elle présente la particularité, *que l'on peut considérer comme caractéristique de l'aile de Scopelodromus*, d'être presque aussi fortement colorée en brun que les nervures qui l'encadrent; la bandelette sombre que cet ensemble constitue tranche vivement sur le fond clair du reste de l'aile (fig. 12, *ma*). La quatrième longitudinale est nette et légèrement colorée dans son premier tiers: elle paraît se continuer par la transversale médiane qui va se réunir à la troisième longitudinale près du point où cette dernière se sépare de la première; la médiane transverse est au moins aussi bien marquée que la partie initiale de la quatrième; celle-ci à partir de son union avec la transversale, devient faible, peu apparente et va se terminer à la pointe de l'aile. La cinquième longitudinale est nette à son origine: elle le devient moins plus tard, mais elle s'élargit fortement et se bifurque un peu au-delà du point où la nervure transversale et la quatrième longitudinale se rencontrent; les deux fourchons vont se perdre sur le bord

postérieur de l'aile. La sixième longitudinale est peu marquée : elle court parallèlement à la cinquième. La septième est à peine esquissée ; l'aile présente en outre quelques rudiments de nervures dont le nombre et la situation varient avec les individus.

La cellule basale postérieure est ouverte.

Les balanciers sont libres et de nuance claire.

Abdomen. — L'abdomen porte de nombreuses soies et se compose de neuf segments visibles ; il a une forme générale cylindro-conique d'avant en arrière, ou plus exactement il est légèrement fusiforme, car le troisième et le quatrième anneau sont un peu plus grands que ceux qui les précèdent ou les suivent, et ceux-ci diminuent graduellement de diamètre en se rapprochant de l'un ou de l'autre bout de l'abdomen. Le premier segment porte de chaque côté une ligne longitudinale noire qui n'est autre chose qu'un apodème ; le huitième est beaucoup plus petit que le septième et le neuvième est peu développé. Celui-ci présente un arceau dorsal très fortement chitinisé, étroit, et se terminant latéralement par un apodème triangulaire (fig. 6, *ap.*) sur la pointe duquel s'articule la forcipule correspondante (fig. 6, *fo*). La plaque ventrale se distingue des téguments voisins par les poils et les quelques soies qu'elle porte : elle fait légèrement saillie à la face ventrale (fig. 8, *pl. v*) et présente une forme générale quadrangulaire dont les angles latéraux vont rejoindre les apodèmes triangulaires de l'arceau dorsal. A sa base elle porte deux mamelons ciliés (fig. 7 et 8, *mc*) et pourvus de quelques faibles soies ; en arrière sa partie médiane est légèrement saillante et à partir de là sa pointe terminale se relève. De l'arceau dorsal et des bords saillants de la plaque ventrale partent les téguments qui achèvent la formation du neuvième anneau ; la forme générale est celle d'un cône au sommet duquel se trouve l'orifice génital (*og*, fig. 7). La partie dorsale de ces téguments (fig. 6 et 8, *IX*) est triangulaire, très transparente et porte un grand nombre de petites ponctuations réunies par groupes de 5 ou 6.

Armature génitale. — Dans *Scopelodromus* les pièces qui constituent l'armature génitale dépendent toutes du neuvième segment.

Elles consistent essentiellement en deux paires d'appendices, l'une externe, formant les forcipules proprement dites (*fo*, fig. 6, 7, 8), l'autre interne (*v. i*, mêmes fig.), qu'avec Lowne j'appellerai les valves internes. Les forcipules sont elles-mêmes composées de deux pièces articulées entre elles : la basilaire et la terminale ou distale (*p. d*, mêmes fig.). La basilaire est très développée ; c'est une lame irrégulière, fortement repliée en gouttière, dont la face supéro-externe est bombée ; sa base, qui s'insère sur le neuvième anneau, est très large et se continue au bord inférieur de la forcipule par une vaste protubérance ; la partie distale de cette lame est au contraire assez étroite ; les deux angles de son extrémité sont repliés l'un vers l'autre à la manière des cornes que l'on fait pour marquer une page d'un livre. Entre ces deux replis, il existe un léger intervalle, qui sert au passage de la pièce distale des forcipules quand celle-ci se couche dans la gouttière de la pièce basilaire. La deuxième pièce des forcipules ou pièce distale est beaucoup moins forte que la précédente ; elle ressemble à un fuseau dont l'un des bouts, le basilaire dans le cas présent, serait recourbé ; l'autre extrémité est pointue et terminée par une soie assez longue et forte, en forme de griffe faiblement arquée. L'insertion de cette pièce se fait par deux apodèmes sur la face interne de l'extrémité étroite de la pièce basilaire. Au moment de la copulation, la deuxième pièce se place dans le prolongement de la première ; mais en temps ordinaire, elle se rabat dans la gouttière de celle-ci en passant, comme je l'ai dit plus haut, entre les deux replis que font les angles de la pièce basilaire à son extrémité rétrécie. Le mouvement qu'elle exécute autour de son pivot pour se placer dans cette situation se fait d'arrière en avant, de bas en haut et légèrement de dedans en dehors ; les pièces basilaires au contraire se déplacent latéralement. Toute la surface des forcipules est recouverte d'un duvet fin et en plus elle porte un grand nombre de soies semblables à celles qui se voient sur l'abdomen. Ces soies sont particulièrement fortes et touffues à l'origine du bord interne de la pièce basilaire, près de l'endroit où débouche l'anus (fig. 6). Celui-ci peu apparent est situé entre la

base des forcipules; il s'ouvre sur un petit mamelon noir entouré de quelques soies.

Les valves internes (*v. i.*) sont ventrales par rapport aux précédentes et ventrales également par rapport à l'orifice génital. Sur une vue de profil de l'abdomen, elles apparaissent au niveau de la protubérance de la pièce basilaire des forcipules, sous l'apparence de deux petits corps superposés, ovoïdes, transparents, légèrement jaunâtres, qui sont dirigés de haut en bas et d'avant en arrière (*v. i.*, fig. 8). Si on les observe du côté ventral de l'abdomen, elles paraissent former par leur réunion une paire de tenailles (fig. 7, *v. i.*) composées chacune des parties suivantes : 1° une poignée dirigée d'arrière en avant et de dedans en dehors ; elle sert de point d'attache aux muscles destinés à faire mouvoir les valves ; 2° une saillie interne, arquée, que l'on peut comparer à la garde d'un poignard ; les deux gardes s'appuient l'une contre l'autre et c'est leur surface de contact qui constitue la charnière ; 3° une lame cylindrique, assez longue, arquée en dedans, qui sert à maintenir la femelle dans l'acte de la copulation. Ces trois pièces sont fortement chitinisées, sauf la partie distale de la lame qui montre un tégument fin, transparent, sorte de membrane susceptible de s'enfler et d'embrasser ainsi plus intimement les parties de l'armature génitale femelle qu'elle enserre. Ces valves se meuvent latéralement dans un plan horizontal ; elles sont complètement dépourvues de poils ou de soies.

Stigmates de l'appareil respiratoire. — Je n'ai pu réussir à découvrir plus de 3 paires de stigmates ; les deux premières sont situées sur le thorax, la troisième au fond du cloaque. La première paire thoracique est située sur le mésothorax, au-dessous du préscutum et immédiatement en arrière de la pièce chitineuse (paratrème) qui relie cette partie de l'arceau dorsal au mésosternum ; le stigmate est ovale et son grand axe est un peu oblique d'avant en arrière ; la paroi interne de l'orifice est tapissée de nombreux petits poils courts. La seconde paire est située au fond d'une dépression limitée par la base des balanciers, le métatergum, le méta-

sternum et des pièces chitineuses dépendant du mésothorax. Il est plus grand que le précédent, elliptique, à grand diamètre vertical ; sa cavité interne est également tapissée de poils, mais ils sont beaucoup plus longs. Les stigmates thoraciques sont suivis d'une chambre dans laquelle débouchent de nombreux troncs trachéens. La 3e paire est située au fond du cloaque. Les 2 stigmates sont contigus et situés sur une sorte de mamelon de nuance plus foncée que les téguments voisins ; ils sont placés entre l'anus et l'orifice génital. Les 2 troncs trachéens qui en partent sont accolés à leur point de départ et présentent des dilatations vésiculaires à leur entrée dans le 7e segment abdominal. Il m'a été impossible de découvrir aucun stigmate, autre que les stigmates cloacaux, dans toute l'étendue de l'abdomen.

Femelle

La femelle ressemble beaucoup au mâle, et l'on peut dire que sans l'armature génitale, il serait presque impossible à première vue de les distinguer l'un de l'autre. La femelle qui n'a pas encore pondu montre un abdomen plus rebondi, plus long, de nuance plus claire et plus jaune ; mais c'est un caractère que l'on ne trouve pas chez toutes, soit qu'elles se soient débarrassées de leurs œufs, soit qu'elles n'aient pas encore atteint leur maturité sexuelle.

Les particularités de coloration signalées chez le mâle se retrouvent chez la femelle. La longueur totale du corps varie entre 2 mm. 1/2 et 3 mm. 1/4. La tête et ses appendices n'offrent rien de particulier : il en est de même du thorax et des ailes ; cependant celles-ci, en raison du plus grand développement de l'abdomen chez la femelle bourrée d'œufs, n'atteignent pas toujours ou ne dépassent que de très peu l'extrémité du corps. Les divers articles des pattes ont sensiblement la même forme et les mêmes proportions relatives que chez celles du mâle ; mais ils sont, toute proportion gardée, un peu plus courts. La longueur totale des pattes d'une femelle est à celle des pattes du mâle comme 3 : 4. La particularité signalée dans

les griffes des 2 premières paires de pattes du mâle ne se retrouve pas dans celles de la femelle. Elles ont toutes l'aspect de véritables griffes, mais celles d'une même paire sont un peu dissemblables. Les soies qu'elles portent et l'empodium n'offrent rien de particulier à signaler.

Abdomen.— L'abdomen se compose également de 9 anneaux visibles. Sa couleur est plus claire que chez le mâle, surtout à la face ventrale qui est aussi d'un jaune plus vif ; sa forme est parfois différente ; il peut-être légèrement arqué, bombé ventralement et faiblement incurvé dorsalement. Le 1[er] segment porte latéralement la ligne noire que j'ai signalée chez le mâle ; le 8[e] ne ressemble pas au segment correspondant du mâle. Il se compose d'un arceau dorsal étroit et d'une large plaque ventrale fortement chitinisée (fig. 10, *VIII*); celle-ci présente une couleur plus sombre que le reste de l'abdomen ; elle est de forme triangulaire, mais largement échancrée à son angle postérieur ; les bords de l'échancrure portent une série de cils longs et forts, (*cl* fig. 10), masquant la plupart des organes sous-jacents lorsque l'on regarde l'abdomen par la face ventrale ; des replis chitineux noirs limitent latéralement la plaque. Le 9[e] segment est surtout visible par la face dorsale (fig. 9, *IX*) ; il se montre là sous l'apparence d'une plaque de forme triangulaire, mais à bords latéraux convexes en dehors et à sommet postérieur échancré ; les 2 pointes de l'échancrure sont plus ou moins relevées et garnies de quelques soies (*p*). Cette plaque semble renforcer les téguments sous-jacents qu'elle laisse à découvert en dehors et en arrière d'elle ; ces téguments se terminent à la pointe du corps, entre les deux appendices génitaux, par un angle entaillé d'une échancrure (*ep*). Du côté ventral, le 9[e] anneau commence par un arceau très étroit. caché par la plaque du 8[e] segment. De cet arceau partent les téguments qui se portent en arrière et en haut et forment une sorte de cône au sommet duquel est l'orifice génital,

Au-dessus et en arrière de cet orifice se voient, d'abord le petit cône foncé sur lequel s'ouvrent les stigmates cloacaux, puis un autre

cône plus grand et plus foncé que le précédent qui porte l'anus. Ces trois sortes d'orifices sont contenus dans une cavité limitée en bas par la plaque sternale du 8e segment, en haut par la plaque tergale du 9e et latéralement par les appendices génitaux (*ag*).

Armature génitale. — L'armature génitale de la femelle consiste essentiellement en une paire de pinces disposées comme les forcipules du mâle (fig. 9, 10 et 11). Elles sont formées de 2 segments articulés entre eux et avec un sclérite fortement chitinisé et coloré qui se trouve placé entre l'arceau dorsal et la plaque ventrale du 8e segment abdominal. Sur une vue de profil, le sclérite a grossièrement la forme du corps d'un oiseau ou mieux d'une merlette de blason (*m*, fig. 11) : la pointe du bec s'appuie sur une baguette chitineuse, près du bord latéral de la plaque du 8e anneau abdominal ; le segment basilaire de la pince s'articule, par un pivot chitineux très foncé, sur le corps de la merlette au point où devraient se trouver les pattes. Ce segment basilaire a la forme d'un tronc de cône aplati latéralement, mais dont la surface est inégalement chitinisée ; la petite base répond au corps de la merlette qu'elle semble continuer ; la grande, excavée, reçoit la tête articulaire de l'article distal. Celui-ci a la forme d'un crochet peu courbé, large de lame et de garde et à manche court et gros (fig. 11). Les 2 articles de la pince sont couverts d'un duvet fin et serré, du moins sur les parties chitinisées, et le distal porte en outre quelques soies de longueurs diverses.

Larve

La larve est eucéphale, comme celle de *Clunio* à laquelle elle ressemble beaucoup (pl. I, fig. 19). Elle vit, ainsi que celle-ci, parmi les algues et les balanes, à un niveau assez bas pour rester immergée pendant plusieurs jours consécutifs. Lorsque la mer laisse à sec la touffe d'algues ou les coquilles de balanes qui l'abritent, elle rampe à l'intérieur ou à la surface de ces corps en se servant non seulement de ses 2 paires de fausses pattes, mais encore de ses mandibules qui lui constituent comme une 3e paire d'organes locomoteurs.

Si elle se trouve gênée ou contrariée dans sa marche sur les rochers, elle se tord comme un ver blessé, puis se détend brusquement et saute.

Elle se compose d'une tête ordinairement brune et de 12 anneaux plus ou moins transparents suivant son âge ; sa teinte générale est vert clair.

La tête, tronquée en avant, a la forme d'un ovale ; elle porte les yeux, les antennes, quelques soies et les appendices buccaux. Les yeux, largement séparés l'un de l'autre, sont simples et situés sur la moitié antérieure de la tête ; ils consistent chacun en deux petites masses pigmentaires, noires, placées l'une derrière l'autre, sur les côtés de la plaque céphalique. La plus grosse est arrondie et postérieure ; la plus petite ressemble grossièrement à un croissant disposé transversalement ; elle est parfois unie à la suivante par un pont de pigment. En dedans et en avant des yeux sont les antennes (pl. I, fig. 20) très courtes et composées de deux parties : la basilaire assez longue et cylindrique s'articule sur une plaque mince, grisâtre, nettement distincte des régions voisines beaucoup plus fortement colorées : on peut la considérer comme homologue au protopodite des appendices des crustacés : la seconde comprend deux tigelles formant l'endopodite et l'exopodite de l'antenne : l'externe compte quatre articles, l'interne, un peu plus courte, est inarticulée. La tête porte quelques paires de soies ; on en voit quatre à la face supérieure, dont une en dedans et au-dessus des yeux ; il en existe également une au devant de ces organes, une autre sur les joues et enfin une dernière à la partie antérieure du menton. J'aurais passé sous silence ces petites particularités si je n'avais reconnu qu'elles ont quelque valeur au point de vue systématique ; leur nombre varie en effet chez les diverses larves de Chironomidés. Pour compléter ces renseignements, j'ajouterai que la lèvre supérieure porte aussi deux paires de soies et qu'il en existe encore une autre, implantée dans le sillon qui sépare la lèvre de la tête proprement dite.

Les pièces buccales comprennent les parties suivantes : une lèvre

supérieure : une armature spéciale, qui est une dépendance de la lèvre ; une paire de mandibules : une paire de mâchoires et enfin une lèvre inférieure.

La lèvre supérieure, très mobile, est séparée de la tête par un sillon profond ; son profil dorsal, arqué, continue celui de la tête ; sa surface porte des plis transversaux et son extrémité libre, plus étroite et d'une nuance plus claire, s'abaisse brusquement de manière à former avec la partie postérieure un angle presque droit. C'est cette partie déclive qui porte en dessous l'armature que j'ai mentionnée ci-dessus. Tout d'abord, la crête séparant les deux parties de la lèvre porte une paire de productions chitineuses, sortes de soies grosses et courtes ou mieux de petits tentacules : deux autres productions semblables, mais plus fortes, plus longues et légèrement arquées en crochets, se trouvent en avant des premières, plus près de l'extrémité antérieure de la lèvre : elles sont flanquées extérieurement de deux petites plaques dont la surface est couverte de soies assez longues. Ces diverses productions sont toutes situées à la face dorsale de la lèvre ; elles remplissent sans doute un rôle tactile que je ne suis malheureusement pas en mesure d'affirmer.

L'armature spéciale est tout entière située dans la cavité buccale, appendue à la face interne de la lèvre. Elle comprend essentiellement une plaque médiane impaire terminée antérieurement, à l'aplomb de la pointe de la lèvre, par une sorte de cuilleron formé de la réunion de cinq petites dents incomplètement fusionnées ; deux plaques latérales dirigées obliquement d'avant en arrière et de dedans en dehors qui portent chacune, depuis le niveau du cuilleron jusqu'à leur extrémité postérieure, une série de grosses dents graduellement décroissantes d'avant en arrière ; enfin, encadrant les plaques précédentes, une paire de grosses tenailles à pointe mousse, larges de lame et longues de base, qui s'articulent sur deux pièces arquées disposées en forme de fer à cheval ouvert en avant. Ces diverses productions, mues par des muscles qui s'insèrent sur les parois de la cavité buccale, sont de nature chitineuse et de belle nuance cornée jaune.

Quelle est la signification morphologique de cette armature? En suivant le développement d'espèces voisines, on peut constater qu'elle apparaît fort tard et qu'elle n'a aucune relation avec les trois premières paires d'appendices qui doivent constituer à proprement parler les pièces buccales de la larve. Ce n'est donc point une dépendance de ces pièces, et, à mon avis, on ne doit voir dans ces divers éléments que des productions épidermiques analogues aux *odontoïdes* de certains animaux. Le rôle qu'elles remplissent paraît être double : elles secondent l'action des mandibules dans la locomotion, et elles déchirent ou écartent les filaments et les corps solides qui s'opposent à la circulation des larves dans les touffes d'algues qu'elles habitent, tout en amenant à leur bouche les aliments qui leur conviennent.

Les mandibules sont très développées. Leur forme est celle d'un crochet, à bord interne peu arqué ; leur base est large et renflée et leur pointe, d'un noir foncé, se termine par une grosse dent suivie en arrière de quatre autres plus petites. Elles s'insèrent immédiatement en avant et en dehors des antennes. Leur rôle n'est point de déchirer les aliments, car ces petites larves ne se nourrissent que d'algues microscopiques, mais exclusivement de faciliter la locomotion.

Les mâchoires, quoique assez développées, sont peu visibles ; elles sont situées entre les mandibules et la lèvre inférieure. Leur forme n'est pas facile à définir : on peut cependant la comparer à un fuseau aplati latéralement et recouvert partiellement de plaques chitineuses; c'est à l'une des extrémités du fuseau que s'insèrent les tendons destinés à l'insertion des muscles moteurs. L'autre extrémité plus pointue et irrégulièrement mamelonnée porte un revêtement d'éminences coniques assez longues à la pointe, mais qui diminuent graduellement de longueur d'avant en arrière. La plus grande partie de la face externe est également tapissée de ces éminences qui ici sont très courtes. Je pense qu'on doit les considérer comme des organes gustatifs ou tactiles. La partie dorsale et externe du fuseau porte une petite colonne courte et assez grosse, surmontée à son sommet de quelques colonnettes paraissant identiques aux éminences dont il

vient d'être question; cette colonne pourrait être un palpe rudimentaire.

Enfin la lèvre inférieure se présente sous la forme d'une pièce triangulaire chitineuse, noire, repliée en gouttière; son bord libre porte quatorze fortes dents; les deux médianes sont accolées l'une à l'autre et paraissent n'en faire qu'une du double plus large que les suivantes. Au-dessous et en arrière de celles-ci s'en trouvent d'autres beaucoup plus petites, disposées sur plusieurs rangs et continuées en arrière par de simples soies courtes. Les parois membraneuses internes de la bouche, et particulièrement celles qui tapissent l'intérieur de la gouttière de la lèvre inférieure, sont plus ou moins mobiles, et portent de nombreux appendices sétiformes, dont le rôle paraît être de tamiser l'eau qui pénètre au fond de la bouche, et d'empêcher l'introduction dans l'œsophage de corps trop volumineux ou qui ne seraient d'aucune utilité pour l'alimentation de l'animal.

Les divers anneaux du corps ne se distinguent les uns des autres par aucun caractère saillant; cependant, on peut noter que le deuxième et surtout le troisième sont plus courts que les autres, et que les deux derniers, au lieu d'être cylindriques, ont la forme d'un cône tronqué. Le dernier a sa petite base obliquement coupée d'arrière en avant et de haut en bas; son bord postérieur dorsal porte, de chaque côté de la ligne médiane, un petit bouton d'où s'échappe un faisceau de soies d'inégales longueurs (fig. 19, *fs*). L'ouverture postérieure du douzième anneau donne issue aux deux fausses pattes anales (fig. 19, *f p p*) qui se dirigent obliquement en arrière; soudées dans leur moitié initiale et comme enveloppées dans un étui, elles paraissent former un treizième anneau membraneux qui porte deux mamelons saillants munis chacun d'une soie; leur partie distale est libre et conique, et leur extrémité garnie de nombreux crochets chitineux, puissants, à une, deux ou trois pointes.

Les fausses pattes antérieures (fig. 19, *f p a*) sont situées à la face inférieure du premier anneau; elles sont dirigées d'arrière en avant et unies l'une à l'autre dans presque toute leur étendue; les

deux faisceaux de crochets sont seuls séparés par un court intervalle. Ces fausses pattes sont garnies, dans leur moitié inférieure, d'un revêtement de pointes chitineuses qui manque aux fausses pattes anales. Les quatre organes locomoteurs sont actionnés par de nombreux muscles grâce auxquels ils peuvent s'allonger et se raccourcir au point de disparaître entièrement, ainsi que leurs crochets, dans l'étui que forment leurs téguments invaginés.

On voit par transparence les organes internes suivants, dont nous dirons quelques mots : l'appareil digestif (fig. 19, *a p d*), les glandes salivaires (fig. 19. *gl s*), le vaisseau dorsal, la chaîne nerveuse ventrale et l'appareil respiratoire (*tra*, même figure).

L'appareil digestif montre un *œsophage* assez large, qui s'étend jusqu'au bord postérieur du deuxième anneau ; il porte une striation transversale et est séparé de la portion suivante par un étranglement.

Cette deuxième portion ou *proventricule*, d'un plus grand diamètre, porte également des stries transversales ; ses parois sont fort épaisses et sa lumière étroite. Elle est suivie de l'*estomac chylifique* vaste cavité à parois relativement minces dont la surface est ornée d'un réseau très régulier. L'*intestin antérieur* qui lui fait suite, se reconnaît à son plus faible calibre et aux stries transversales qu'il porte ; il s'étend du milieu du cinquième anneau au milieu du septième ; sa cavité, ainsi d'ailleurs que celle de l'estomac chylifique, est habituellement remplie d'un liquide jaune qui tranche nettement sur la nuance générale verte du corps ; suivant son état de réplétion ou de vacuité, l'intestin antérieur présente ou non des dilatations qui peuvent égaler le diamètre de l'estomac chylifique. Un étranglement le sépare de l'*intestin postérieur* qui présente un calibre plus faible, une nuance blanchâtre et des stries transversales plus accusées, au moins dans sa partie initiale. Celui-ci est plus long que la partie du corps qui le contient ; aussi fait-il de nombreux replis avant de se dilater en une *ampoule rectale* et de se terminer à la face inférieure du douzième anneau. Près de l'origine de l'intestin postérieur s'insèrent quatre tubes de Malpighi qui remontent un peu en

avant, décrivent quelques anses, puis redescendent en ligne droite jusqu'au onzième anneau où ils se terminent.

Les *glandes salivaires*, repliées sur elles-mêmes dans leur partie antérieure se continuent en arrière jusqu'au milieu du quatrième anneau sous forme de sacs à peu près incolores.

Le *système nerveux* se voit assez difficilement. La chaîne ventrale montre onze paires de ganglions intimement accolés ou plutôt fusionnés ; ceux des premiers anneaux sont arrondis, les autres au contraire sont allongés et fusiformes ; le dernier se trouve dans le onzième anneau ; le douzième paraît manquer, mais en revanche un ganglion arrondi se trouve à la base de chacune des fausses pattes postérieures.

Le *vaisseau dorsal* s'étend depuis le quatrième jusqu'au onzième anneau inclusivement. Il est divisé en sept chambres cardiaques dont la dernière est de beaucoup la plus longue ; elle va du bord antérieur du dixième anneau au milieu du onzième ; la première est la plus courte ; les autres ont une longueur en rapport avec celle de l'anneau qui les contient. L'aorte qui continue en avant la première chambre cardiaque possède un calibre fort, presque égal à celui de cette chambre.

Le *système respiratoire* se compose essentiellement de deux troncs trachéens longitudinaux (*tra.*, fig. 19) terminés à leurs deux extrémités par un chevelu assez touffu. Le long de leur trajet, ces troncs émettent de nombreux rameaux qui se ramifient à leur tour et forment à la surface des téguments une riche arborisation de ramuscules trachéens. Il est à remarquer que cette larve, comme celle de *Clunio*, n'acquiert ses organes respiratoires que longtemps après sa naissance.

Il est assez difficile de donner une longueur maximum aux larves prêtes à se transformer en pupes, car je ne crois pas en avoir trouvé jusqu'ici ; mais j'en ai eu qui mesuraient 9 millimètres de long sur un millimètre de large environ, et j'estime qu'arrivées à leur plein développement, elles peuvent atteindre de 1 centimètre à 12 millimètres.

J'ai dit en commençant sa description que cette larve vivait dans les mêmes parages que celle de *Clunio* et qu'elle avait avec celle-ci une assez grande ressemblance. Il est cependant facile de l'en distinguer par le caractère suivant :

Le dernier anneau de la larve de *Clunio* est beaucoup plus allongé et moins conique que celui de la larve de *Scopelodromus* et surtout *les deux petits boutons pilifères qui s'élèvent du bord postérieur du douzième anneau* ne portent qu'*une seule soie* au lieu *du faisceau* signalé chez la larve de *Scopelodromus*. D'autres caractères qui intéressent la tête, et particulièrement la lèvre supérieure et les antennes, pourraient être également invoqués pour différencier les deux larves, mais ils sont moins frappants et je les passe sous silence.

Mœurs et particularités anatomiques

De même que pour le genre *Clunio*, il est nécessaire que la mer descende à un certain niveau pour que *Scopelodromus isemerinus* apparaisse sur les rochers du littoral. Cela tient à ce que la larve vit là, au milieu des Algues et des Balanes qui restent immergées pendant les marées de quadrature. On ne commence à découvrir ces diptères que quelques jours avant les syzygies, deux ou trois au plus, lorsque les pupes sont mises à sec par le retrait de la mer ; elles se montrent ainsi pendant quatre ou cinq jours consécutifs et disparaissent alors jusqu'à la syzygie suivante, mais seulement aux époques et sous les réserves que j'ai indiquées précédemment.

Les premiers Scopélodromes apparaissent isolément sur les rochers lorsque le niveau de la mer descendante atteint environ quatre mètres au-dessus du zéro des cartes marines [1].

Mais on ne les trouve en nombre relativement considérable que lorsque ce niveau baisse à trois mètres. Ils se voient alors en troupes

[1] N'oublions pas que dans la baie de Saint-Malo, où se trouve Saint-Briac, le balancement des marées accuse une différence de niveau de huit à quatorze mètres, suivant l'époque et l'âge de la lune.

plus ou moins nombreuses dans certains lieux de prédilection, qui sont évidemment leurs lieux de naissance. Ils y séjournent un certain temps, parcourant les bords des cuvettes et la surface des algues avec une extrême agilité ; ils recommencent dix fois, vingt fois, cent fois le même trajet sans fatigue apparente, dans l'espoir de rencontrer les femelles qu'ils recherchent. Celles-ci n'apparaissent généralement que plus tard, c'est-à-dire vingt minutes ou une demi-heure après les premiers mâles. Au lieu d'attendre passivement la visite d'un mâle, la femelle nouvellement éclose parcourt comme lui, mais avec un peu moins d'agilité, les rochers et les bords des flaques d'eau. Dans leur course réciproque, il leur arrive souvent de passer l'un à côté de l'autre sans se voir ou se deviner ; la vue et l'odorat sont, je crois, d'une faible utilité dans la reconnaissance du sexe. Mais si le mâle vient à toucher ou même à frôler la femelle, il se retourne brusquement, se précipite sur elle, la bouscule, tant il met d'ardeur dans ses mouvements et, l'enlaçant de ses longues pattes, il cherche à la saisir à l'aide de ses forcipules. La chose ne va pas toujours toute seule, car la femelle paraît avoir ses préférences ou plutôt choisit le moment favorable.

Alors s'engage entre eux une lutte ardente, pendant laquelle ils dansent, sautent, courent, tombent, se relèvent jusqu'à ce que l'un ou l'autre sorte vainqueur. Si c'est la femelle, tous deux recommencent leur course vagabonde ; si c'est le mâle, la paix est vite faite. Grimpé sur le dos de la femelle et le plus souvent légèrement incliné du côté gauche, il part avec elle soit en courant, soit en volant. A dater de ce moment les observations deviennent difficiles sinon impossibles. Aussi n'ai-je pu observer la suite que sur des individus en captivité. Voici comment les choses se passent habituellement dans ce cas. L'accouplement ne dure que quelques minutes, puis le mâle et la femelle recommencent leur course habituelle. Au bout de quelques instants le mâle se précipite de nouveau sur sa compagne ; si elle est bien disposée, elle relève son abdomen pour faciliter l'accouplement ; sinon, elle se débat et se débarrasse bientôt

de l'importun. De temps en temps, on la voit interrompre sa course, appuyer son abdomen sur les parois du tube qui la tient captive et d'un mouvement brusque déposer en ce point un œuf ou un petit groupe d'œufs ; puis les ailes à demi déployées et tremblotantes, elle repart de nouveau jusqu'à ce que les mêmes scènes se reproduisent. Cependant il lui arrive parfois, ainsi qu'au mâle d'ailleurs, de s'arrêter brusquement et de rester complètement immobile, les pattes allongées, le corps touchant le sol, pour prendre un peu de repos. Peut-être aussi ce repos de la femelle, qui ressemble à un recueillement, est-il destiné à faciliter la progression des œufs dans l'oviducte ou à préparer leur expulsion. Car, de même que l'accouplement, la ponte ne se fait pas d'un seul coup. Au lieu d'être enveloppés dans un boyau gélatineux et expulsés en bloc, comme chez *Clunio*, les œufs sont déposés isolément ou par très petits groupes (Pl. I, fig. 17 et 18), à intervalles variables, pendant plusieurs heures et parfois même jusqu'au lendemain de la capture des femelles. Il en doit être autrement en liberté, et je pense que la ponte entière s'effectue dans l'intervalle qui sépare le reflux du flux suivant.

L'espèce d'activité dévorante qui anime mâles et femelles de *Scopelodromus* immédiatement après leur naissance s'apaise à la longue. D'une part, les femelles qui, en raison du grand nombre relatif de mâles, ont dû se trouver toutes fécondées, s'occupent à déposer leurs œufs ; d'autre part, les mâles qui ont coopéré à cette opération, satisfaits ou fatigués du rôle rempli, s'arrêtent et se reposent ; les autres, lassés d'avoir exploré inutilement Algues, rochers et plages pendant près de deux heures, en font autant; les uns et les autres s'appliquent sur les rochers dans la position que représente la figure 2 de la Pl. I et attendent là que le flux les oblige à chercher ailleurs un refuge. Car leur vie paraît moins éphémère que celle de *Clunio* ; j'en ai conservé de vivants pendant cinq ou six jours et je présume qu'ils doivent vivre au moins aussi longtemps en liberté. Mais alors que deviennent-ils pendant la haute mer ? C'est un point que je n'ai pu éclaircir. Il est probable qu'ils se retirent sur les rochers que le flot ne recouvre pas et

qu'à la basse mer suivante, poussés par le besoin de perpétuer leur espèce, ils recommencent leurs courses à la recherche des femelles.

Les œufs, pondus comme je l'ai dit ci-dessus, sont entourés d'une enveloppe gluante (fig. 17 et 18 *en gl.*) qui les maintient fixés aux rochers ou aux algues sur lesquels ils sont déposés. Ils éclosent au bout d'une vingtaine de jours, en octobre, par une température normale. La jeune larve mesure, au sortir de l'œuf, de 1/2 à 2/3 de millimètre ; ses anneaux sont transparents et à peu près incolores ; mais la tête se distingue nettement par son opacité relative et sa nuance brun foncé. La forme des œufs est un peu variable, mais ordinairement elle est ovale ; ils mesurent de 200 à 280μ ; l'ovaire, qui s'avance jusqu'au voisinage du premier ganglion thoracique, en contient au moins une centaine.

Résumé

Voici en résumé les principaux caractères du genre et de l'espèce :

Espèce de moyenne taille, caractérisée surtout par la structure des antennes et un peu par la nervation des ailes.

Tête petite, légèrement aplatie d'avant en arrière ; épistome saillant, velu ; trompe courte, formée de deux pièces mobiles, composées chacune de deux articles ; palpes aussi longs ou plus longs que les antennes, coudés, à quatre articles dont les terminaux sont généralement dirigés d'avant en arrière ; le premier de ces articles est un peu allongé et en forme de champignon, le deuxième, sphérique, et les deux derniers, allongés. Antennes dirigées en avant et en dehors, courtes, à sept articles dans les deux sexes ; le premier, sphérique, est très gros ; le deuxième, légèrement allongé et incurvé ; les quatre suivants, sphériques ; le septième et dernier un peu plus grand que les précédents, conique et terminé par un bouton ; les divers articles portent un léger duvet et un certain nombre de soies simples, non plumeuses. Yeux ronds ou légèrement elliptiques, noirs, espacés l'un de l'autre ; pas d'ocelles.

Thorax voûté, formant capuchon en avant : il porte dorsalement trois lignes longitudinales de poils courts, la médiane bifurquée en arrière ; pectus et scutellum saillants ; métanotum fortement développé.

Abdomen long et étroit, cylindro-conique, à neuf anneaux : le premier montre de chaque côté une ligne noire ; le neuvième porte, chez le mâle, les appendices copulateurs consistant en deux paires de pinces : l'extérieure ou forcipules, *à deux articles ; l'intérieure ou* valves, *à un seul article. Chez la femelle, le huitième segment porte un prolongement ventral qui recouvre partiellement l'extrémité postérieure du corps : le neuvième segment, peu développé, est également muni de deux appendices copulateurs à deux articles.*

Pattes sveltes et longues chez le mâle, moyennes chez la femelle ; la paire antérieure est éloignée des deux dernières qui sont rapprochées l'une de l'autre. Cuisses de la paire antérieure légèrement renflées ; tibias terminés par deux épines faibles ; cuisses, tibias et métatarses allongés ; quatrième article des tarses court et échancré ; cinquième article terminé par deux griffes dont une modifiée aux quatre pattes antérieures du mâle ; Empodium à ramifications unilatérales.

Les ailes, au repos, recouvrent l'abdomen en forme de toit ; elles sont aussi longues ou un peu plus longues que le corps ; leur surface est couverte d'un duvet très fin, visible seulement à un fort grossissement ; leur contour est cilié. La première nervure longitudinale est double, la seconde manque, la troisième, issue de la première, se termine à la pointe de l'aile sur la marginale : ces deux nervures sont séparées par un intervalle faible et fortement coloré et l'ensemble simule une macule longue et étroite. *La quatrième, bien accusée jusqu'à la transversale, puis faible ; la cinquième médiocrement marquée et bifurquée ; la sixième et l'axillaire peu visibles. L'aile porte en outre quelques plis et rudiments de nervures. Cellule basale postérieure ouverte. La branche princi-*

pale de la première nervure longitudinale et la troisième portent des soies dans toute leur étendue. Deux lobules alaires, dont un, le basilaire, cilié.

Balanciers libres et blanchâtres.

Larves eucéphales de dix à douze millimètres de long sur un millimètre de large; vivent dans la mer, sur les rochers, parmi les Algues et les Balanes; douze anneaux en dehors de la tête, des fausses pattes sur le premier et le douzième. Un faisceau de soies sur un bouton que porte le douzième anneau, de chaque côté de la ligne médiane dorsale.

Les Mouches se montrent deux fois l'an, aux environs des équinoxes. Elles courent sur les rochers avec une grande rapidité ou volent d'un rocher à l'autre.

Les œufs, ovales, mesurent de 200 à 280μ et sont pondus isolément ou par petits groupes.

Vit à Saint-Briac (Ille-et-Vilaine), sur la baie de Saint-Malo.

EXPLICATION DE LA PLANCHE

FIG. 1. *Scopelodromus isemerinus* ♂, les ailes à demi déployées, vu de dos.
2. Le même, vu de profil au repos; *pc.* pectus.
3. Antenne de *Scopelodromus isemerinus.*
4. Palpe du même.
5. Face inférieure du même: *œ,* œil; *pa.* palpe; *tr,* trompe; *lm,* lames minces vues par la face inférieure.
6. Extrémité postérieure de *Scopelodromus isemerinus* ♂, vue dorsale; *VIII* 8ᵉ anneau abdominal; *IX,* neuvième; *fo,* forcipules; *pd.* pièces distales des forcipules; *ap.* apodème.
7. Extrémité postérieure du même, vue ventrale; *VIII,* 8ᵉ anneau abdominal; *pl. v.* plaque ventrale du 9ᵉ dont on voit l'extrémité postérieure triangulaire entre les valves internes, *v i; fo.* forcipules; *p. d.* pièces distales des forcipules: *m. c.* mamelon cilié à l'origine de la plaque du 9ᵉ anneau; *o. g.* orifice génital.
8. Extrémité postérieure du même, vue de profil, *VIII* et *IX*, 8ᵉ et 9ᵉ anneaux de l'abdomen; *ap.* apodème du 9ᵉ anneau, *fo.* forcipule et sa pièce distale *pd.*; *pl. v.* plaque ventrale du 9ᵉ anneau: *m. c.* l'un des mamelons ciliés, *v. i.* valve interne.
9. Extrémité postérieure de l'abdomen de *Scopelodromus isemerinus,* ♀. vue dorsale, *VIII.* 8ᵉ anneau. *IX,* 9ᵉ.. ; *p.* pointes de la plaque dorsale; *ep,* extrémité bifurquée du 9ᵉ anneau; *ap.* appendices génitaux femelles

FIG. 10. Extrémité postérieure de la même; vue ventrale. *VIII,* plaque ventrale du 8ᵉ anneau abdominal, *c. l.* soies qui garnissent son bord postérieur bifurqué; *a. g.* appendices génitaux femelles.
11. Appendices génitaux femelles, vue de profil: *m.* merlette ou sclérite de la base de l'appendice.
12. Aile de *Scopelodromus isemerinus; m a.* fausse macule.
13. Extrémité terminale de la patte du même.
14. Griffe modifiée des quatre pattes antérieures du mâle, *gr. m.*; *s.* soie large.
15. Griffe normale de ces mêmes pattes, *gr. n.*; *s.* soie large.
16. Empodium des pattes de *Scopelodromus isemerinus,*
17. Œuf isolé de *Scopelodromus* entouré de son enveloppe gluante (*en. gl.*)
18. Trois œufs pondus en même temps, entourés de leur enveloppe gluante, *en. gl.*., et dont le développement est commencé; *bl.* blastoderme.
19. Larve de *Scopelodromus isemerinus; gl. s.* glandes salivaires; *ap. d.* appareil digestif; *tra.* troncs trachéens; *f. p. a.* fausses pattes antérieures; *f. p. p.* fausses pattes postérieures; *f. s.* faisceau de soies, sur le bouton dorsal du dernier anneau.
20. Antenne de la larve précédente.

LES PIGMENTS RESPIRATOIRES

ET LEURS RAPPORTS

AVEC

L'ALCALINITÉ APPARENTE DU MILIEU INTÉRIEUR

PAR

JEAN GAUTRELET
Docteur ès sciences

INTRODUCTION

L'être vivant est un « organisme chimique », s'il est permis d'exprimer ainsi le fait que la vie n'est que le résultat d'un processus de réactions chimiques complexes.

Les recherches de la science biologique moderne sont venues démontrer que la chimie de la matière vivante n'était autre que la chimie organique.

Sans prétendre que la synthèse de cette matière vivante, c'est-à-dire du protoplasma, soit un fait dont la solution révolutionnera prochainement la biologie, nous ne pouvons faire autrement qu'enregistrer les magnifiques et récents travaux [1], qui ne tendent à rien moins qu'à supprimer le « facteur mâle », considéré jusqu'ici comme absolument nécessaire dans le phénomène physiologique de la reproduction et à le remplacer par un simple sel de manganèse ou même par l'acide carbonique.

[1] Voir les recherches de Loeb et surtout celles de notre maître Yves Delage.

Étant donné cette importance extrême des phénomènes chimiques dans les processus biologiques, il nous a paru profitable de faire une étude de la résultante de toutes ces actions chimiques dont l'organisme est le siège ; nous voulons dire de sa *réaction*, de la réaction du sang, véritable « milieu intérieur » de cet organisme.

En chimie minérale aussi bien qu'en chimie organique, la condition essentielle à réaliser pour qu'une action élective entre deux corps ait lieu, est la condition de réaction du milieu : le milieu est-il acide ou basique ? L'emploi continu du tournesol en est la preuve.

En biologie l'influence du milieu se fait aussi manifestement sentir : le mot « milieu » est, en général, pris alors dans un sens beaucoup plus large ; mais il doit être restreint, et il l'est souvent d'ailleurs déjà au sens plus chimique de cette réaction acide ou basique.

Y. Delage n'a-t-il pas démontré dans les recherches sur la parthénogénèse artificielle, auxquelles nous faisions allusion plus haut, que le milieu devait offrir une réaction comprise entre des limites nettement définies pour que s'opère le développement de l'œuf « fécondé » par l'agent minéral.

Ce besoin d'un agent extérieur réalisant certaines conditions de réaction nécessaires *ab ovo* se fait sentir également durant la vie de l'adulte. Richet a vu que les Poissons devaient se trouver dans un milieu ne présentant pas une basicité supérieure à 0 gr., 05 de CaO par litre pour vivre.

Les êtres inférieurs, les Microbes, exigent pour se développer telle ou telle condition de réaction caractéristique de la part du milieu de culture.

La salive ne doit point dépasser un certain chiffre d'acidité pour que la fonction amylolytique s'effectue.

Nous pourrions multiplier les exemples.

Ce qui a lieu pour le « milieu extérieur » peut également exister pour le « milieu intérieur ». Les granulations des leucocytes présen-

tent telle ou telle réaction caractérisée sur laquelle d'ailleurs est fondée leur classification ; etc., etc.

La biologie est donc toute imprégnée de l'idée de la réaction du milieu.

En urologie, en particulier, le facteur « acidité », est des plus importants ; et en pathologie la théorie des diathèses se trouve fondée sur l'hyper ou l'hypo-acidité des humeurs.

Il était donc intéressant d'insister sur la réaction du sang, d'en faire l'étude, afin d'avoir par là, nous semble-t-il, une notion plus précise de l'ensemble des réactions chimiques de l'organisme dont elle est la résultante.

La *réaction chimique* du milieu intérieur, nous avons essayé de l'étudier non pour elle-même, mais comme étant liée à la vie organique, aux conditions physiologiques de celle-ci ; en un mot nous avons tenté de voir quels étaient ses rapports avec les modifications constantes dont l'individu est le siège, avec le *pigment* intermédiaire obligé des oxydations.

Nous inspirant des travaux de Chevreul, de Duclaux et de leur école, nous avons essayé d'établir et d'expliquer la loi qui régit ces rapports.

Avant d'entreprendre ce travail, qu'il nous soit permis d'adresser l'assurance de notre respectueuse reconnaissance à M. le Professeur Yves Delage, membre de l'Institut, dans les laboratoires duquel nos recherches ont été en grande partie effectuées.

Nous associerons à ces remerciements M. le D[r] E. Hérouard, maître de conférences à la Sorbonne, sous-directeur du laboratoire Lacaze-Duthiers, qui nous prodigua ses conseils éclairés, ainsi que M. le D[r] A. Labbé, chef des travaux pratiques de Zoologie et M. le D[r] Vignon, préparateur de la Chaire.

M. le D[r] Robert, agrégé de l'Université, préparateur du laboratoire de Roscoff, a droit à l'expression de notre vive gratitude pour sa complaisance inépuisable, de même que M. Marty, le dévoué et compétent gardien de la station maritime.

M. le Professeur Ch. Richet, membre de l'Académie de Médecine et M. le Dr Langlois, professeur-agrégé, voudront bien croire aux sentiments de sincère reconnaissance de leur élève : une partie, en effet, de nos expériences furent exécutées dans le Laboratoire de Physiologie de la Faculté de Médecine.

Enfin, à MM. le Professeur Pruvot et Dr Racovitza, directeurs de la station zoologique de Banyuls-sur-Mer, nous adressons tous nos remerciements pour l'honneur qu'ils nous ont fait de publier notre travail dans leurs « Archives de Zoologie expérimentale ».

En terminant, nous devons témoigner au Dr E. Gautrelet, qui fut notre initiateur et éducateur dans la grande science de la chimie, l'assurance de nos sentiments de reconnaissance filiale.

CHAPITRE PREMIER

Milieu extérieur et Milieu intérieur

« La vie est le résultat d'une collaboration étroite, ou en d'autres termes d'un conflit entre deux facteurs, l'un extérieur, l'autre intérieur.... Il y a des êtres simples, des êtres unicellulaires, des Infusoires, et des êtres placés plus haut dans l'échelle animale qui entrent directement en relation avec le monde ambiant. Pour ceux-là, le véritable milieu qui doit présenter les conditions vitales est ce *milieu extérieur* dans lequel il sont immédiatement plongés. Les êtres plus élevés en organisation, formés d'éléments histologiques, n'entrent pas directement en relation avec le monde extérieur. Les particules vivantes profondément situées, abritées du milieu cosmique, doivent trouver ces mêmes circonstances indispensables réunies autour d'elles dans la profondeur où elles siègent.

Il y a un véritable *milieu intérieur*, qui sert d'intermédiaire entre le milieu cosmique et la substance vivante.

.... Qu'est-ce que ce milieu intérieur ? C'est le sang... La nature

plus ou moins étroite des relations du monde extérieur avec le monde intérieur est très importante à considérer ; elle fournit une première classification des différentes formes d'existence des organismes vivants. Chez les plus inférieurs, il n'y a point de milieu intérieur ; chez d'autres ce milieu n'a aucune indépendance. Dans les deux cas, l'être est immédiatement soumis au milieu extérieur.... Dans un second groupe se rangent les êtres chez qui le milieu intérieur est dans une dépendance moins étroite du milieu cosmique, de telle sorte que les oscillations de celui-ci se répercutent sur l'animal lui-même. »

Claude-Bernard, (**1878-1879**) divisait ainsi le règne animal en deux grands groupes comprenant l'un les animaux sans appareil circulatoire différencié, l'autre les animaux à appareil lacunaire ou clos.

Ces diverses formes du milieu intérieur, caractérisées par un endiguement différent, prennent les noms d'*hydrolymphe*, d'*hémolymphe* et de *sang*.

Chez les Protozoaires, les Spongiaires et les Cœlentérés, nous n'avons pas de milieu intérieur différencié ; c'est le *liquide ambiant* qui baigne les tissus : appareil digestif et appareil irrigatoire se confondent.

Hydrolymphe chez les Échinodermes, qui au point de vue fonctionnel offrent un ensemble de canaux en relation avec le monde extérieur (système aquifère) et indépendamment desquels il existe un système lacunaire sans relation avec le monde extérieur. (Cf. Hémolymphe).

Hémolymphe, c'est-à-dire liquide à rôle à la fois nutritif et respiratoire contenu dans un appareil lacunaire formé par un schizocèle sans endiguement : beaucoup d'Invertébrés.

Les Vers supérieurs et les Vertébrés ont un *sang*, à fonction respiratoire et nutritive, parfaitement endigué dans un système vasculaire clos sans communication directe avec le cœlôme.

Comment l'oxygène nécessaire aux combustions, source d'énergie

de l'être vivant, parviendra-t-il du milieu ambiant, dont il fait partie intégrante (air, ou bien où il n'est que dissous, eau) à se mettre en contact dans le milieu circumcellulaire avec l'élément anatomique ?

« On trouve alors, dit Cl. Bernard, (1878-79), dans les mécanismes respiratoires tous les degrés de complication offerts par les différents êtres.... La physiologie comparée enseigne que les échanges gazeux se font au moyen d'un appareil formé d'une membrane qui sépare l'atmosphère gazeuse des tissus ou des liquides où l'oxygène doit pénétrer. Toute espèce de membrane animale peut servir de membrane respiratoire ; mais elle réalise plus ou moins complètement les conditions favorables à l'échange gazeux.

C'est ainsi que la peau peut permettre chez beaucoup d'animaux la pénétration de l'oxygène et l'expulsion de l'acide carbonique ; les organes respiratoires proprement dits présentent une adaptation plus complète de cette membrane à l'usage qu'elle doit remplir. La membrane respiratoire se plisse de façon à présenter la plus grande surface sous le moindre volume ; elle peut être déprimée en loges, sacs, cavités plus ou moins anfractueuses : c'est le cas des poumons ; elle peut être repoussée en saillies plus ou moins ramifiées, c'est le cas des branchies.... En restant sur le terrain de la physiologie des éléments, nous devons considérer deux sortes de faits: tantôt l'air va trouver l'élément *in situ* ; tantôt l'élément se déplace et vient trouver l'air. Chez les Animaux supérieurs nous trouvons à la fois les deux modes de fonctionnement respiratoire, et c'est par leur jeu simultané que se trouvent réalisées deux grandes fonctions : la respiration et la circulation.... Souvent l'air semble amené à l'état de nature jusqu'aux éléments : c'est ce qui arrive chez les Végétaux et les Insectes dans le système de leurs trachées ; mais le plus souvent l'air est amené à l'élément par un intermédiaire tel qu'un élément anatomique (globules du sang) ou un dissolvant liquide. »

Si nous avons cité *in-extenso* ces magistrales paroles de Cl. Bernard, c'est qu'elles forment une introduction toute naturelle à une

étude de biologie ou physiologie comparée qui mettra en un parallèle continu les fonctions circulatoire et respiratoire avec le pigment du « milieu intérieur. »

La paroi perméable aux gaz et permettant les échanges respiratoires, l'est aussi aux sels minéraux : elle l'est, tout au moins, pour les Invertébrés vivant dans le milieu marin.

Fredericq, (**1882, 1885**) avait étudié l'action que le séjour dans une eau plus ou moins salée exerce sur la composition saline du sang et des tissus des Invertébrés.

Quinton, (**1899, 1900**) donne à ce même sujet la formule suivante : « *L'Invertébré marin fermé anatomiquement au milieu extérieur lui est ouvert osmotiquement.* »

Nous ne retiendrons des travaux de cet auteur que ceci : l'Invertébré marin a pour hémolymphe ou sang un liquide dont la teneur en sels égale de près celle de l'eau de mer ; et, cette égalité saline résultant d'un phénomène osmotique, il suffit de diluer le milieu extérieur pour voir le milieu intérieur tendre à l'équilibre.

Le tableau ci-dessous donne la teneur en chlorures $^{0}/_{00}$ de l'hémolymphe et de l'eau de mer ambiante :

ANIMAUX	HÉMOLYMPHE	EAU DE MER
Asterias	33 gr. 39	32 gr. 15
Ostrea	32 94	35 » 10
Aplysia	32 » 53	32 » 17
Octopus	31 » 88	33 » 70
Sepia	32 » 50	32 » 70
Sipunculus	34 » 90	32 » 70
Arenicola	32 » 46	»
Carcinus	31 » 47	33 » 44
Maia	32 » 76	31 » 76
Homarus	29 » 50	»
Moyenne	32 gr. 43	33 gr. 13

Bottazzi, (**1897**) avait déjà fait remarquer que les Invertébrés

marins présentent une pression osmotique de leurs liquides intérieurs égale à celle de l'eau de mer; il en est de même, ajoute-t-il, pour les Poissons cartilagineux.

Les Vertébrés supérieurs jouissant de la respiration aérienne, bien que vivant dans la mer, présentent, au contraire, une pression osmotique différente de l'eau de mer et approximativement égale à celle des animaux terrestres.

Chez les Téléostéens commence à apparaître l'indépendance, puisqu'ils présentent une pression osmotique moitié de celle de l'eau de mer et intermédiaire entre elle et celle des Vertébrés supérieurs terrestres.

Ces conclusions que Bottazzi avait établies par la cryoscopie, nous les avons vérifiées en étudiant les variations de l'alcalinité apparente [1] du sang parallèlement à l'alcalinisation du milieu extérieur.

Nos expériences ont porté sur des animaux marins, Invertébrés ou Poissons ; et, au lieu de chlorurer l'eau de mer des bacs dans lesquels étaient nos animaux, nous l'avons bicarbonatée.

1° — Dans un bac contenant 11 litres d'eau de mer et 30 gr. de bicarbonate de soude, nous avons laissé séjourné trois *Carcinus mœnas* durant vingt heures.

L'alcalinité du sang du *Carcinus mœnas* qui, normalement, est de 48 mmgr. (exprimée en soude et par litre) était devenue égale à 599 mmgr., 9 de NaOH.

2° — Une *Maïa* placée dans des conditions identiques, nous a indiqué une augmentation analogue de l'alcalinité.

3° — Une *Mya* ayant séjourné dix-huit heures dans un milieu semblable, a donné une alcalinité de l'hémolymphe égale à 533 mmgr. de NaOH, alors que, normalement, cette alcalinité est au plus égale à 23 mmgr.

4° — 5° — Mêmes résultats avec un *Pecten* et avec un *Arénicole*.

[1] Voir la définition : Chapitre V.

6° — Un *Gobius*, toutes conditions étant identiques, n'a donné comme alcalinité de son sang que 66 mmgr. de NaOH dans deux cas, et 133 mmgr. dans une autre expérience. L'alcalinité normale du *Gobius* est d'ailleurs, de 56 mmgr. environ.

7° — Avec le *Conger*, nous avons obtenu une augmentation de l'alcalinité un peu plus forte : dans un cas 216 mmgr. dans l'autre 333 mmgr., 33.

Le dosage de l'alcalinité apparente du sang nous montre donc que l'osmose des sels minéraux, s'effectuant avec la plus grande aisance chez les Invertébrés marins, est bien moins nette chez les Poissons osseux, alors qu'elle serait nulle chez les Vertébrés supérieurs.

Avant de terminer cette question, disons que les expériences de Rodier (**1899**), rapprochées de celles de Bottazzi, ont montré que c'était aux grandes proportions d'urée contenue dans le sang des Sélaciens qu'il fallait attribuer la forte pression osmotique de celui-ci.

Avec Quinton, concluons que le milieu *minéral* intérieur de l'Invertébré marin élevé reste physiologiquement ce qu'est anatomiquement celui de l'Invertébré inférieur : le milieu marin lui-même.

Toutefois, comme on le verra dans la suite : *les alcalinités différentes de l'hémolymphe de l'Invertébré marin et de l'eau de mer*, nous permettent de différencier ces deux milieux, intérieur et extérieur, qui n'ont de commun que leur *salinité minérale*.

C'est là ce qu'avait d'ailleurs fait remarquer Roux (**1901**, p. 77, note III), dans son ouvrage : l'Évolution du pigment.

CHAPITRE II

Les Pigments respiratoires du « milieu intérieur »

Pour pénétrer l'organisme, l'oxygène emploie comme véhicule un pigment : lequel, par définition, est un *pigment respiratoire*.

Grande est la variété de ceux-ci dans la série animale.

Nous réservant de faire une étude comparée des deux plus importants, l'*hémoglobine* et l'*hémocyanine*, nous ne citerons que pour mémoire les autres pigments adaptés eux aussi à des conditions biologiques différentes.

La *tétronérythrine* qui se présente fréquemment chez les Vertébrés avec le rôle de réserve et colore les téguments de beaucoup d'Invertébrés (Bohn, **1901**, p. 26), existe dans l'hémolymphe de certains Crustacés en même temps que l'hémocyanine.

Meréjowski (**1881**), lui a attribué un rôle respiratoire que met en doute Cuénot (**1891**, p. 73).

« Lorsqu'on expose, dit celui-ci, le plasma à l'air, l'hémocyanine s'oxyde librement et devient d'un bleu plus ou moins foncé ; la tétronérythrine, quand elle existe, est d'un rouge oscillant entre la laque garance et le vermillon et ne change pas sensiblement de teinte.

La tétronérythrine est un lipochrôme ou pigment hydrocarboné ; elle en présente les caractères spectroscopiques (Halliburton, **1885**).

Le sang du Siponcle et celui du Phascolosome contiennent un pigment rouge respiratoire renfermant du fer, mais ne donnant point les bandes de l'hémoglobine, et ne cristallisant pas en hémine : c'est l'*hémérythrine* (Griffiths, **1892**, p. 669).

« On peut, dit Cuénot (**1900**), isoler l'hémérythrine par le procédé du laquage, la faire cristalliser (?). L'analyse a montré que le liquide cœlomique du *Sipunculus* a une valeur respiratoire tout à fait semblable aux sangs hémocyaniques *d'Hélix* et de Limule ».

« J'ai fait, ajoute-t-il, deux analyses dans des conditions excellentes sur les liquides oxygénés au maximum, et j'ai trouvé une première

fois 2 cc., 4 d'oxygène, la seconde fois 1 cc., 9, toujours pour 100 cc. de liquide ».

Pour le même auteur (**1891** et **1892**), l'*échinochrôme*, pigment rouge qui colore certains corpuscules du sang des Oursins, est probablement un pigment respiratoire dans un état inférieur de développement.

La *Chlorocruorine* existe (Cuénot, **1892**, p. 436), chez la plupart des Sabelliens et des Serpulliens, chez quelques Annélides errantes et chez les Chlorémiens.

Ainsi que les deux précédents, ce pigment renferme du fer et possède une formule en COHAz.

Griffiths (**1892**) fait remarquer que la stabilité des quatre pigments : échinochrôme, hémérythrine, chlorocruorine et hémoglobine paraît décroître quand leurs poids moléculaires augmentent.

Le sang des Insectes présente des colorations variables qui sont en général en rapport avec la nourriture qui leur est spéciale ; il est plus ou moins jaune, brun ou verdâtre (Hénocque, **1895**).

Des noms divers ont été donnés à ces albuminoïdes du sang différenciés par leur seule couleur : *hémoxanthine, hémoprasine, hémochlorine, uranidine* (Cuénot, **1892**, p. 373) ; mais en dehors de l'hémoglobine, on n'a pas isolé dans le sang des Insectes de pigment respiratoire.

L'*hémocyanine* fut décrite de prime abord par Erman (**1817**)[1]. Jolyet et Regnard (**1877**), ont montré qu'unie à une substance albuminoïde elle était liée à la fonction respiratoire.

Les recherches de nombreux auteurs ont complété l'étude de ce pigment si répandu chez les Crustacés et les Mollusques.

Sa nature chimique a été nettement établie par Fredericq (**1878, 1879, 1891, 1892**) et Henze (**1901**).

« La partie liquide du sang de Poulpe contient une substance albuminoïde incolore, formant avec l'oxygène un composé peu stable, bleu foncé. Cette substance que j'appelle l'hémocyanine, paraît être

[1] Cité par Hénocque, in Spectr. biol. t. II, p. 78.

la seule, contenue dans le sang de Poulpe, comme le montre la méthode des coagulations successives...... Il est facile d'isoler l'hémocyanine, substance colloïde : il suffit de dialyser pendant trois ou quatre jours, de façon à éliminer complètement les sels ou autres substances diffusibles. On filtre, on évapore à basse température, et obtient une substance bleue, offrant l'aspect de la gélatine. » (FREDERICQ, **1878**).

L'hémocyanine est une globuline ; elle présente les réactions de l'albumine, coagule lentement vers + 65 C. Elle renferme du cuivre en quantité notable.

Elle subit des modifications analogues à celles de l'hémoglobine réduite et l'hémoglobine oxygénée : en effet, l'hémocyanine, dans les vaisseaux des branchies et au cœur, est bleuâtre étant oxygénée ; au contraire, l'hémocyanine réduite est incolore : ces phénomènes peuvent être reproduits *in vitro* par les agents réducteurs ou oxydants. (HÉNOCQUE, **1895**, p. 79).

L'hémocyanine se coagule par la chaleur, l'alcool, l'éther, les acides minéraux et la plupart des sels des métaux pesants ; elle se prend en gelée par l'acide acétique : elle donne les réactions des albuminoïdes.

HENZE (**1901**), est parvenu à faire cristalliser l'hémocyanine ; le sang après centrifugation est mélangé avec quantité égale de sulfate d'ammoniaque jusqu'à ce qu'aucun précipité ne se produise plus. On abandonne à l'évaporation le produit dans un cristallisoir, et l'hémocyanine cristallise au fur et à mesure. HENZE recommande d'ajouter un peu d'acide acétique ; et la cristallisation, dit-il, n'est irréprochable qu'à condition d'employer du sang frais.

L'hémocyanine est particulièrement intéressante par son contenu de *cuivre*. Dans quel état ce métal se trouve-t-il lié à l'albumine ?

« Si on humecte, dit HENZE, l'albumine pulvérisée avec du ferrocyanure de potassium : rien. Mais, l'acidifiant au préalable avec 1 0/00 d'acide acétique, en quelques secondes se produit la coloration rouge-brun. »

Il résulte donc de ce fait que le cuivre n'est point présent dans l'hémocyanine en liaison organique comme le fer de l'hémoglobine, mais se trouve lâchement lié à l'albumine.

C'est dire que dans l'hémocyanine il s'agit d'une combinaison analogue à l'albuminate de cuivre.

Henze donne enfin la composition élémentaire du pigment établie par une analyse faite sur des cristaux :

C	=	53, 66 %
H	=	7. 33
Az^2	=	16. 09
O	=	20. 06
S	=	0. 86
Cu	=	0. 38

Ces travaux récents de Henze (**1901**) viennent donc confirmer ceux de Couvreur (**1900**) et mettre en défaut les conclusions de la thèse de Heim (**1892**), lequel prétendait que l'hémocyanine n'était pas une substance albuminoïde mais un pigment facilement précipitable par les poudres inertes.

Nos propres expériences nous ont d'ailleurs conduit à des conclusions contraires à celles de Heim.

Recueillant 100 cc. d'hémolymphe d'Escargot, nous la coagulions par la chaleur.

La partie non coagulée ne renfermait ni albumine, ni peptones, et pas davantage de cuivre ni de fer.

Elle réduisait le sulfate de cuivre.

La potasse et l'azotate d'argent donnaient des précipités abondants de phosphates et de chlorures.

Au contraire, le coagulum manifestait très nettement les réactions du cuivre ; tandis que, malgré de nombreuses triturations au mortier avec de l'eau distillée, les eaux de lavage n'aboutissaient point à laisser déceler ce métal, celui-ci étant lié à l'albumine.

L'hémocyanine est donc bien un albuminoïde cuprifère et non un simple pigment (Couvreur, **1900**).

Suivant Fredericq, Rabuteau (cité par Hénocque), Mac-Münn (**1885**, **1889**, **1895**), l'hémocyanine ne présente pas de bandes spectrales caractéristiques, mais une obscurité des deux extrémités du spectre.

Krukenberg (**1880**) aurait, au contraire, trouvé en outre une faible bande d'absorption au niveau de la raie D.

Halliburton (**1885**) ne l'a point constatée chez les Crustacés; et Hénocque (**1885**) la croit due au mélange de l'hémocyanine avec un autre pigment.

Pour nous, dans le sang d'Escargot du moins, il nous a été donné d'observer sur l'ombre générale du spectre une large bande obscure commençant après la raie C à la limite du rouge, qui est visible — et de l'orange.

Orange et jaune sont entièrement absorbés ainsi qu'une partie du vert.

Le maximum d'intensité de cette bande d'absorption a lieu vers D.

La partie droite du vert et le bleu sont visibles; le violet et l'indigo sont absolument obscurcis.

Disons, en passant, que nous avions songé à doser l'hémocyanine spectroscopiquement, cherchant à observer pour cette matière colorante la bande précitée près de D, et, ce avec un pigmentomètre analogue à celui qu'emploie Emile Gautrelet, (**1900**) pour le dosage de l'urobiline et de l'uroérythrine, mais le peu de franchise des bords de cette bande nous a fait renoncer à ce procédé.

P. Bert (**1867**), le premier, attira l'attention sur la faculté respiratoire de l'hémocyanine.

Fredericq (**1878**), avec plus d'exactitude, en décrivit le processus dans l'*Octopus*, observant les changements de coloration du sang sous l'influence de l'oxygène.

Quoique Heim (**1892**), admette ce changement de coloration, il prétend que l'hémocyanine ne représente pas le véhicule de l'oxygène. Il n'a jamais obtenu, dit-il, par la pompe plus d'oxygène dans le sang que dans l'eau.

Mais, comme le fait remarquer Henze, ce n'est pas prouvé par des chiffres.

Jolyet et Regnard (**1877**) font la même supposition que Frédéricq et donnent comme teneur en oxygène de l'hémocyanine 2,4 et 4,4 °/o.

Griffiths (**1891**) obtient des chiffres beaucoup plus forts ; et il donne comme coefficient respiratoire de l'hémolymphe du Pagure : 14,79, 14,88 et 14,96 d'oxygène °/o.

Cuénot (**1891**), dans ses expériences sur *l'Hélix*, arriva à des résultats beaucoup moins élevés.

« J'ai dosé, dit-il, l'oxygène dans le sang d'*Helix* par la méthode de Schutzenberger et Risler sur 20 ou 30 cc. de sang; 100 cc. de sang filtré ayant été oxygénés au maximum contiennent 1 cc., 15 d'oxygène : chiffre, légèrement supérieur à celui de l'eau exposée à l'air (100 cc. d'eau absorbant 0 cc., 45 d'oxygène).

Mais Griffiths (**1891**) a maintenu ses chiffres touchant les Céphalopodes et les Décapodes ; et ses résultats ont été vérifiés, dit-il, par Johnson, Dreyfus et Hay.

Ch. Richet (**1879**) donne également un chiffre élevé d'absorption de l'oxygène pour le sang de Langouste : 13 cc., 44 pour 100 cc. de sang.

Les travaux les plus récents sur la qualité respiratoire de l'hémocyanine sont encore ceux de Henze (**1901**).

« Les déterminations, dit-il, furent faites avec la pompe à air, le sang étant chauffé à 50° c. CO^2 était absorbé par la potasse caustique et l'oxygène par l'acide pyrogallique. »

D'après Henze, 100 cc. de sang contiennent en moyenne 3 cc., 4 d'oxygène.

D'un autre côté le sang d'*Octopus* contenant 9 °/o d'hémocyanine, il s'ensuit que 1 gr. d'hémocyanine peut absorber environ 0 cc., 4 d'oxygène.

Cuénot (**1900**) a groupé dans un tableau les résultats obtenus par les divers auteurs et lui-même au sujet de la quantité maxima d'oxy-

gène que peuvent absorber les sangs bleus, rapportée dans tous les cas à 100 cc. de liquide.

ESPÈCES ÉTUDIÉES	Oxygène dans 100 cc de sang	OBSERVATEURS ET DATES	Méthodes d'analyse
Helix pomatia	1.15 à 1.28	Cuénot (1892)	Hydrosulfite de soude
» »	1.45 à 2.20	Dhéré (1900)	»
» *aspersa*.......	1.20	Cuénot (1901)	Pompe à mercure
Limulus polyphemus.	2.70	Jolyet et Viallanes (1895)	»
Astacus fluviatilis....	3.50	Jolyet et Regnard (1877)	»
» »	3.90	Heim (1892)	Hydrosulfite de soude
» »	2.40	Dhéré (1900)	»
Homarus vulgaris...	4.30 à 4.80	Heim (1891)	»
» » ...	3.00 à 3.10	Dhéré (1900)	»
Palinurus vulgaris...	5.10 à 5.90	Heim (1891)	»
Carcinus mœnas	3.00 à 3.20	Jolyet et Regnard (1877)	Pompe à mercure
» »	3.20 à 3.40	Heim (1892)	Hydrosulfite de soude
Portunus puber......	3.50 à 4.10	»	»
Cancer pagurus.....	2.40 à 4.40	Jolyet et Regnard (1877)	Pompe à mercure
» »	3.90 à 4.60	Heim (1892)	Hydrosulfite de soude
Maïa squinado......	3.90 à 4.60	»	»

Quoi qu'en dise Cuénot, dans le même article (**1900**), la teneur d'un sang en hémocyanine étant, d'une façon générale, sinon absolue, proportionnelle à sa teneur en cuivre, (ainsi que sa capacité respiratoire d'ailleurs), il importait d'y faire des dosages rigoureux du cuivre.

Qualitativement, Müller et Schlossberger avaient déjà constaté le cuivre chez le Poulpe et la Seiche.

Gorup-Besanez (**1880**) dit qu'en faisant passer un courant de chlore dans le sang et filtrant, évaporant à siccité le liquide limpide, après séparation du coagulum, et incinérant le résidu, Millon a trouvé que l'extrait aqueux de ce résidu salin renferme de 0,5 à 2,5 °/₀ de cuivre.

Griffiths (**1891**) a fait un grand nombre de dosages dans ce sens et a donné en oxyde de cuivre la teneur pour cent de différentes hémolymphes.

Voici les chiffres auxquels il est arrivé :

Cancer	=	0.22
Astacus	=	0.20
Palinurus	=	0.18
Mytilus	=	0.22
Octopus	=	0,21
Carcinus	=	0,19
Homarus	=	0,18
Anodonte	=	0.23
Sepia	=	0,24

Ch. Dhéré (**1900**), au lieu d'opérer par calcination comme les auteurs précédents donne un procédé de dosage électrolytique du cuivre et énonce un grand nombre de résultats.

Il obtient ainsi, comme teneur en cuivre et en milligrammes pour 100 cc. de sang frais, dans divers cas :

	mmgr.	mmgr.	mmgr.	mmgr.
Escargot	7.0	8.0	12.0	11.0
Poulpe	18.0	20.0	18.0	23.5
Tourteau	3.5	7.5	13.5	
Langouste	11.0	10.5	7.5	
Homard	9.5	10.5		
Écrevisse	4.0	8.0		

Ces variations de la teneur en cuivre sont, dit Ch. Dhéré, parallèles aux variations de l'intensité de la couleur bleue de l'hémolymphe.

L'hémolymphe de beaucoup d'Invertébrés étant incolore, au moins sous une faible épaisseur, nous avons voulu savoir si oui ou non elle contenait de l'hémocyanine ?

Il fallait donc y déceler le cuivre !

Les réactifs sensibles du cuivre sont nombreux.

En **1892**, Heim proposait d'employer l'acide pyrogallique mélangé à une solution de sulfate neutre de sodium dans les recherches du cuivre à l'état de traces ; et Cazeneuve récemment (**1900**) indiquait

la diphénylcarbamide comme réactif sensible de quelques composés métalliques et du cuivre en particulier.

Mais, à notre avis, aucun de ces réactifs ne présente l'exclusivisme de la réaction sur le cuivre et la sensibilité, on peut dire extrême, comme la *formaldoxine* que nous allons exposer et qui agit vis-à-vis du cuivre de l'hémocyanine comme le sulfocyanure d'ammoniaque ou de potassium (Lapicque, **1894-95**) sur le fer de l'hémoglobine.

Bach (**1899**) donne, ainsi qu'il suit, dans les compte-rendus de l'Académie des Sciences, la préparation de ce réactif :

« On mélange quantités équimoléculaires d'aldéhyde formique en solution à 20 °/₀ et de chlorhydrate d'hydroxylamine. Pour la recherche du cuivre dans une solution, on traite 15 cc. de celle-ci par 1-2 cc. de formaldoxine et 1/2 cc. de potasse caustique à 15 °/₀. Il se produit une coloration violette. Dans une solution contenant une partie de sulfate de cuivre pour 1,000,000 de parties d'eau, coloration nette.»

Cette réaction de la formaldoxine est, on le voit, des plus sensibles et nous a donné les meilleurs résultats.

C'est ainsi que nous avons décelé le cuivre en opérant directement sur les lymphes de : *Ostrea edulis*, *Pecten*, *Mytilus*.

Nous avons également constaté la présence du cuivre au moyen de ce réactif dans le sang de Patelle, lequel, d'après Griffiths (**1891**, p, 252), ne contiendrait pas de métal. Cet auteur avait même donné le nom d'*achroglobine* au pigment du sang de Patelle ; de telle sorte que, le cuivre y étant dûment caractérisé, nous sommes portés à croire que l'achroglobine n'est autre chose que de l'hémocyanine, et qu'à la suite de l'hémocyanine du Poulpe ou de la Seiche, qui fournissent avec la formaldoxine une coloration violette des plus intenses, il existe, comme le dit Cuénot (**1891**), chez d'autres Mollusques et chez les Arthropodes toute une série d'hémocyanines de moins en moins saturées de cuivre jusqu'à devenir presque incolores : hémocyanines de moins en moins actives également pour l'absorption de l'oxygène, comme il en est pour certaines variétés d'hémoglobine.

Maintenant, si nous rapprochons l'hémocyanine de l'hémoglobine, nous voyons que ces deux pigments diffèrent :

1° — quant à leur nature chimique, modes de liaisons diverses du cuivre et du fer à l'albumine ;

2° — quant à leur valeur d'absorption de l'oxygène : l'hémoglobine jouissant d'un pouvoir absorbant quatre fois plus élevé que l'hémocyanine ;

3° — enfin par leurs modes opposés de distribution dans le système circulatoire : l'hémocyanine étant toujours simplement dissoute dans le plasma alors que l'hémoglobine ne se trouve presque jamais libre, étant à peu près constamment fixée sur un globule.

CHAPITRE III

Répartition de l'hémoglobine et de l'hémocyanine dans la série animale.

Si l'on jette un coup d'œil rapide sur la répartition des deux pigments dans la série animale, on voit l'hémocyanine répandue dans l'hémolymphe des Mollusques et des Arthropodes, alors que l'hémoglobine est réservée aux Vertébrés : avec cette restriction, toutefois, que si le premier de ces pigments n'apparaît jamais chez les Vertébrés, l'hémoglobine, au contraire, existe aussi chez un grand nombre d'Invertébrés.

Howells (**1885**) l'a trouvée chez la *Thyonella gemmata*; et une autre Holothurie, l'*Ophiactis virens* en aurait également (Foettinger, **1880** et **1883**).

Chez les Mollusques on trouve de l'hémoglobine dans le sang de l'*Arca tetragona* et de l'*Arca trapezia* (Tenisson-Woods, **1889**), de l'*Arca Noe* (Ray Lankester, **1873**), du *Pectunculus glycinensis*, de *Capsa fragilis*, et de *Tellina planata* (Griesbach, **1891**); dans le courant circulatoire du *Planorbis* (Swammerdam, **1738**), (William,

1888), (Moquin-Tandon, 1852), (Quatrefages, 1846), (Cuvier, 1806); dans les muscles du pharynx de certains Gastéropodes : *Lymnæ*. *Paludina*. *Littorina*, *Chiton*, *Aplysia* (Ray Lankester, 1873).

Parmi les Arthropodes, on trouve de l'hémoglobine chez les Branchiopodes, *Daphnia* en particulier (Ray Lankester, 1873), et *Apus* (Regnard et Blanchard, 1883), les Copépodes, les Ostracodes, la larve de Chironome.

Ray Lankester signale également de l'hémoglobine dissoute dans le plasma du Lombric (Rollett, 1862), des Néréis, des Terebelles et de la plupart des Annélides en général.

Elle existe aussi, mais fixée sur des hématies, chez les *Glycera* et les *Capitella* (Eisig, 1887).

L'hémoglobine se rencontre donc dans les groupes zoologiques les plus divers; et on en vient alors à se poser cette question : Pourquoi certains Animaux ont-ils de l'hémoglobine, pourquoi d'autres présentent-ils de l'hémocyanine ?

Or, pour notre part, nous avons été conduits à considérer la répartition des deux pigments comme le résultat d'une adaptation à une alimentation, à une activité organique, à des milieux différents.

L'eau de mer contient, on le sait, de notables proportions de cuivre.

Ce métal y a été signalé par Malaguti, Durocher et Sarzeau (1850), Daubrée (1848), Field (1857), Forchammer (1865), Regnard (1891).

Forchammer dit également que les Fucus et beaucoup d'autres algues marines contiennent du cuivre.

On connaît l'expérience classique de Piesse, qui suspendit aux flancs d'un bateau à vapeur, faisant le service entre Marseille, la Corse et la Sardaigne, un sac contenant des clous et de la tournure de fer : au bout de quelques jours de voyage, il constata que le fer était recouvert de cuivre (Piesse, cité par Lefort, 1873, p. 478).

Le fer au contraire, est répandu à profusion à la surface de la

terre ; les Plantes à chlorophylle en renferment en particulier : de même, par conséquent, les terrains formés de détritus végétaux.

L'osmose minérale, que nous avons vu s'effectuer avec tant d'aisance (Quinton, **1900**), entre le milieu extérieur et les Invertébrés, explique donc déjà la présence du cuivre, et de l'hémocyanine par conséquent, dans l'hémolymphe de ceux-ci.

Si nous considérons le groupe des Arthropodes, les marins seuls présentent de l'hémocyanine; les Insectes et les Entomostracés d'eau douce contiennent de l'hémoglobine.

Mais les Poissons, dira-t-on?

S'ils ont du fer, pensons-nous, c'est que la plupart sont carnivores et se nourrissent peu de Crustacés et de Mollusques contenant du cuivre, mais surtout d'autres Poissons ; et on a vu, d'autre part, que l'osmose s'effectue beaucoup moins facilement chez eux que chez les Invertébrés.

Quant aux Annélides à hémoglobine, ne sont ils pas pour la plupart végétariens (Oligochétes) ou limivores; les Néréides sont carnivores, mais vivent surtout aux dépens d'autres Vers.

D'ailleurs cette influence de l'alimentation estmanifeste; et, comme le dit A. Gautier (**1874**), on trouve presque toujours des traces de cuivre dans le sang, tout au moins dans les pays ou ce métal se rencontre dans le sol et dans les aliments usuels (Rossignon **1849**).

La présence du cuivre dans le plasma sanguin de l'homme a d'ailleurs été constatée par différents auteurs (Béchamp, **1848**), (Millon, **1848**), (Lehmann, **1859**) contrairement à l'opinion de Melseus (**1848**).

Cloez (**1877**) le signale également dans le sang des Herbivores sauvages; d'après lui, le Chevreuil contient 5 mmgr., 5 de cuivre par kilogramme de sang.

Chevalier et Cottereau (**1849**) ont trouvé 0 gr. 003 de cuivre dans 4.286 gr. de sang de bœuf.

Raphael Dubois (**1900**) indique encore la présence normale du cuivre dans la série animale : Cœlentérés (Actinie). Vers (Sangsue).

Echinodermes (Oursin, Holothurie, Astérie), Crustacés, Mollusques, Tuniciers (Ascidie), Vertébrés (Hareng, Tanche, Sardine, Carpe) en renferment.

Chez les Poissons et chez les Ascidies, dit-il y en a moins toutefois que chez les Invertébrés.

Chez les Vertébrés la prédominance du fer dans l'organisme fait que ce principe s'organise en pigment.

Et, de même, c'est à l'alimentation qu'il faut attribuer les traces de fer que l'on rencontre dans les animaux à hémocyanine.

Erman, cité par Moquin-Tandon (**1855**) et Gorup-Besanez (**1880**), indiquent ainsi le fer chez les *Hélix* à l'encontre de Bibra et Harless (**1847**).

De même Howel (**1885**) cite le fer parmi les éléments constituants de l'hémolymphe de la Limule.

Personnellement, nous avons recherché le cuivre dans le *plasma sanguin* du Cheval, du Porc et du Veau, et nous avons réussi à l'y caractériser.

Nous donnons à titre d'indication une de nos recherches du cuivre dans le sang de Cheval.

Expérience E.

1750 cc. de sang de Cheval furent précipités par 2 kilos de sulfate d'ammoniaque pur et 4 litres d'alcool à 90°.

Après agitation, le mélange se sépara en trois couches : l'inférieure, incolore et aqueuse, contenait l'excès du sulfate d'ammoniaque ; la moyenne, rouge et se présentant sous forme de magma, renfermait l'hémoglobine et les autres albumines précipitées ; la supérieure fluide et alcoolique était peu colorée.

Le cuivre fut retrouvé dans cette dernière couche après décantation, concentration à l'étuve et reprise par l'alcool à 90°. La formaldoxine ainsi que les autres réactifs de Cu (ammoniaque, potasse, ferrocyanure, ferricyanure...) indiquaient nettement ce métal.

Dans la couche aqueuse inférieure, les mêmes réactions donnèrent les même résultats.

Toutefois ce cuivre n'y serait pas à l'état de principe pigmentaire masqué par l'hémoglobine.

Nos recherches primitives nous avaient tout d'abord portés à le croire ; mais nos dernières expériences sont opposées comme résultats ; en tous cas, ces recherches devraient porter sur des Vertébrés inférieurs, des Poissons en particulier, où le cuivre est plus abondant, pour être plus facilement concluantes.

Le pouvoir respiratoire de l'hémocyanine, on l'a vu au chapitre précédent, est d'environ 0 cc., 4 d'oxygène par gramme, c'est-à-dire, répétons-le, quatre fois plus petit que celui de l'hémoglobine, qui, d'après Bohr (**1891**), équivaut à 1 cc., 56 à 0°C et sous la pression de 760 mm.

Les animaux à faible activité organique, autrement dit dont les combustions sont peu énergiques, et qui, par conséquent, n'ont pas besoin d'un véhicule puissant de l'oxygène, offrent de l'hémocyanine : c'est le cas des animaux à respiration aquatique qui vivent dans un milieu pauvre en oxygène (Jolyet et Regnard, **1877**).

L'intensité des combustions respiratoires a pour mesure les quantités d'oxygène consommé et d'acide carbonique produit en un temps donné pour un animal donné.

Mais pour que les chiffres acquis par l'expérimentation aient une signification précise, il est indispensable de les ramener à l'unité de temps et à l'unité de poids.

On obtient ainsi les coefficients respiratoires en CO^2 et O, c'est-à-dire les quantités de ces gaz consommées ou produites pendant une heure et par kilogramme d'animal.

Les coefficients doivent être exprimés en volumes parce que, sous cette forme, ils conduisent immédiatement à la valeur du quotient respiratoire. Dès lors, il devient inutile de donner la valeur du coefficient respiratoire propre à CO^2, la respiration d'un animal étant complètement définie par le coefficient respiratoire en oxygène et par le rapport $\frac{CO^2}{O}$ dans les conditions où ces deux éléments ont été déterminés par l'expérience (Laulanié, **1900**, p. 352).

Ce dernier auteur donne d'ailleurs un tableau comparatif que nous reproduisons ci-dessous, de l'intensité des combustions normales et de la thermogénèse dans la série animale :

ESPÈCES	Coefficient respiratoire en oxygène	AUTEURS	Coefficient thermique en calories
Petits oiseaux chanteurs.	9 litres à 10	Colosanti	45.288
Moineau.	6.710	»	31.987
Poulet	0.750 à 1.000	Regnault et Reiset	4.171
Chien de 3 kilog	0.900	Nobis	4.200
Chien de 20 kilog.	0.500	»	2.387
Cobaye	1.110	Colosanti	5.291
Hanneton.	0.700	Regnault et Reiset	3.337
Ver à soie	0.600 à 0.800	»	3.307
Lapin.	0.687	Pflüger	3.274
Veau. / Porc.	0.300 à 0.350	Regnault et Reiset	1.549
Homme	0.300	Vierordt	1.432
Cheval.	0.250	Zuntz	1.293
Lézard.	0.134	Vierordt	0.658
Grenouille	0.044 à 0.074	Regnault et Reiset	0.275
Crabe.	0.105	»	0.507
Lombric	0.070	Jolyet et Regnard	0.333
Anguille	0.048	»	0.218
Raie.	0.047	»	0.223
Écrevisse	0.038	»	0.180
Sangsue.	0.022	»	0.104
Astérie.	0.012	»	0.152

Un rapide coup d'œil sur ce tableau suffit pour se rendre compte qu'à l'activité respiratoire décroissante correspondent des pigments sanguins d'énergie ou plutôt de pouvoir respiratoire décroissants : hémoglobine fixée sur des hématies, hémoglobine dissoute, hémocyanine.

Ray-Lankester, cité par Cook-Shipley (**1895**, p. 171), fait d'ailleurs remarquer que la présence de l'hémoglobine est en rapport avec l'activité de la fonction chimique.

Quand des propriétés actives d'oxydation sont demandées, alors l'hémoglobine peut apparaître pour faire le travail.

Les Mollusques ne la possèdent pas, dit-il, de même que les Vertébrés, diffuse dans le sang. Le *Solen*, qui creuse, perfore avec activité,

en possède : et peut-être sa présence chez le Planorbe peut-elle être expliquée par le fait que l'animal respire dans des eaux stagnantes.

Sa présence dans les mâchoires et les muscles pharyngiens d'autres espèces peut être due à l'état constant d'activité dans lequel ces organes se trouvent. Selon Tennison-Woods, deux espèces d'*Arca*, deux variétés de *Solen*, tous australiens, ont le sang rouge ; il faut songer que par l'habitat — le *Solen* creusant dans le sable, l'*Arca* dans la vase — ces animaux demandent un élément activement oxygénant.

Cuénot (**1892**) arrive aux mêmes conclusions.

Quand l'hémoglobine, dit-il, apparaît à titre exceptionnel, c'est pour compenser des conditions défavorables : soit que les animaux vivent dans un milieu pauvre en oxygène dans des marais stagnants (Planorbe, Apus, Branchipe, Cheirocéphale, Chironome) ou en parasites dans le cœlome d'autres animaux, soit que l'appareil respiratoire ait disparu (*Ophiactis*) ou qu'à son fonctionnement existent des entraves.

Il est intéressant de signaler à ce point de vue la Lymnée et le Planorbe, deux Gastéropodes d'anatomie si comparable ayant le même habitat, et possédant le premier de l'hémocyanine, le second de l'hémoglobine,

La raison de cette différence de pigment sanguin se trouve, d'après nous, dans le fait que la Lymnée remontant très souvent à la surface de l'eau renouvelle plus facilement sa provision d'oxygène que le Planorbe qui reste dans la profondeur.

De tout cela résulte donc le fait suivant : l'animal a-t-il besoin de fixer puissamment l'oxygène, soit que ses combustions exagérées l'exigent, soit que le milieu extérieur le lui fournisse insuffisamment l'hémoglobine apparaît.

Ne devons-nous pas tenir compte de la présence du chlorure de sodium dans l'hémolymphe ou le sang des animaux inférieurs ?

Celui-ci, d'après certains auteurs, agit, en effet, comme hématolysant ; il détruit le globule, faisant ainsi perdre à l'hémoglobine son véhicule indispensable pour une bonne oxygénation.

Mosso (**1890**) a remarqué que les érythrocytes des Poissons d'eau douce sont beaucoup plus résistants que ceux des Poissons de mer, lesquels sont plongés dans NaCl. Il signale, en particulier, comme possédant une résistance extrêmement faible les globules rouges des Sélaciens qui abandonneraient leur hémoglobine dans une solution de NaCl à 25 °/₀₀.

Rodier (**1899**) conteste ce chiffre ainsi que les expériences de Mosso. Les hématies de *Mustelus*, écrit-il, abandonnent leur hémoglobine dans une dissolution de sel marin à 13 °/₀₀, mais non à 14 °/₀₀. La résistance des hématies de Torpille correspond à un chiffre voisin de 15 gr. 87 °/₀₀.

Pour Rodier, l'urée joue un rôle important dans la forte pression osmotique observée chez les Sélaciens en particulier et les Poissons en général.

Ce rôle de l'urée concorde absolument, d'ailleurs, avec le fait que nous établissons plus loin : à savoir que cet amide croît dans le sang des Oiseaux aux Invertébrés. Et, ne voit-on pas, en effet, la richesse du globule rouge diminuer en pigment dans le même sens!

Bottazzi (**1895**) pose ainsi qu'il suit, les conclusions d'une étude entre l'azote des globules rouges et l'azote hémoglobinique :

« De mes recherches, il résulte :

1° Que les hématies des Crapauds hibernants donnent une plus grande quantité d'hémoglobine, relativement à l'albumine totale que les hématies des Crapauds éveillés.

2° Que, à part cette condition particulière, et le passage brusque constaté des Oiseaux aux Mammifères, il y a en général une augmentation constante de la quantité d'hémoglobine globulaire des Vertébrés inférieurs aux Mammifères. »

La diminution de l'urée pendant le jeûne expliquerait aussi la richesse en hémoglobine du Crapaud hibernant.

Mais il ne faut pas être exclusif et le chlorure de sodium peut aussi entrer en ligne de compte en la circonstance.

En cela, il agirait comme un sel quelconque, ceux-ci (Landois,

1892-1893) ayant pour effet général de diminuer la résistance des globules rouges aux agents chimiques.

Or CO^2 d'une part est en plus grande quantité dans l'eau de mer que dans l'atmosphère ou même dans l'eau douce.

Morren (**1844**) indique, de fait, que dans l'eau de mer puisée à Saint-Malo, la quantité d'acide carbonique libre s'élève de 9 à 10 °/₀₀ tandis que les analyses en signalent seulement 2 à 4 °/₀₀ dans les eaux douces et de 3 à °4 /₀₀₀ dans l'air.

De plus, d'après Bottazzi (**1899**), CO^2 agirait lui-même comme hémolysant en augmentant la pression osmotique.

Enfin les acides, acides gras ou acide lactique, existent en plus grande proportion chez les animaux inférieurs que chez les Oiseaux dont les combustions sont les plus actives ou même que chez les Vertébrés (voir Ch. VIII).

Manca (**1895**) signale également l'influence de la fatigue musculaire sur la résistance des globules, et l'on se demande s'il n'y a pas là précisément une action de l'acide lactique que l'on voit se produire alors d'une manière surabondante ?

Des recherches de Hamburger (**1893**) résulte, en effet, que, en ajoutant au sang de petites quantités d'acide ou d'alcali, on produit de profondes modifications dans la résistance des hématies.

Pour clôturer cette énumération rappelons que Giusto et Zaner (**1896**) ont noté une notable résistance des globules rouges dans le sang du fœtus ; et celui-ci (Bidone et Gardini, **1899**) est plus riche en hémoglobine que celui de l'adulte, comme l'avaient d'ailleurs déterminé auparavant Cyzier, Nicoli, Schiff, Wiskeman, etc., etc.

Cet ensemble de faits concorde donc pour expliquer le parallélisme constaté par Bottazzi et Ducceschi (**1896**) entre la résistance des érythrocytes, la pression osmotique et l'alcalinité du plasma : cette dernière étant, nous l'établirons plus loin, inversement proportionnelle à la quantité d'acides gras existant dans le sang et décroissant des Oiseaux aux Invertébrés, c'est-à-dire dans le même sens que la richesse des globules rouges en hémoglobine.

On peut ainsi donner comme raison de la disparition de l'hémoglobine chez les Invertébrés à sang le plus faiblement alcalin et à chlorure de sodium au maximum, l'hématolyse produite par les acides et le sel marin.

Les globules pigmentifères qui ont grand peine à ne pas laisser diffuser l'hémoglobine chez les Poissons, les Sélaciens en particulier, disparaissent chez les Vers où l'hémoglobine se trouve dissoute dans le plasma lui-même ; mais alors sa puissance d'absorption pour l'oxygène devient inférieure à ce qu'elle était lors de la fixation du pigment sur les hématies, et elle finit par faire place à un autre pigment : l'hémocyanine.

D'autre part, le foie détruisant l'hémoglobine (Lapicque, **1891**), il est indispensable de considérer son rôle dans la répartition du pigment : hémoglobine.

Et, à cet égard, constatons tout d'abord que plus le foie est volumineux (relativement bien entendu), moins le sang renferme d'hémoglobine : cela aussi bien dans la série animale en général, (les Poissons, parmi les Vertébrés n'ont-ils pas le foie le plus volumineux?), que dans les diverses conditions physiologiques ; c'est ainsi que le fœtus possède un foie des plus développés et très riche en fer (Lépinois, **1899**), et inversement, parallèlement, une quantité d'hémoglobine inférieure à l'adulte (Gorup-Besanez, **1880**).

Parmi les Invertébrés, remarquons-le encore, c'est chez ceux dont le foie est le moins volumineux relativement, ou chez ceux chez lesquels le foie n'existe pas, que l'on trouve de l'hémoglobine : et inversement.

L'*Hélix*, par exemple, Gastéropode terrestre à foie énorme, qui fixe le fer très activement — fonction martiale de Dastre (**1899**) — ne possède, dans le torrent circulatoire, pas d'autre pigment que de l'hémocyanine, tandis que son foie ne contient pas sensiblement de cuivre.

Les Mollusques d'ailleurs, ont, d'une façon générale, un foie très développé, les Gastéropodes et les Céphalopodes (Aubert, **1897**) surtout.

Et par contre, dit Pruvot (**1900**), « il n'existe pas de foie congloméré, distinct de la paroi intestinale, dans la Paraménie » — et plus loin, ajoute cet auteur : « les globules sanguins sont rougeâtres sur le vivant » ce qui viendrait à l'appui de l'opinion que nous avons émise précédemment.

Alors que chez les Décapodes entomostracés on trouve un foie bien différencié et de l'hémocyanine, les Malacostracés à hémoglobine n'en présentent pas.

De même chez les Insectes (Boutan, **1900**, p. 217).

Les Annélides, enfin, n'ont pas de foie, tandis que le tube digestif des Némathelminthes renferme des cellules simulant une fonction hépatique (J. Chatin, p. 50).

La répartition des deux pigments respiratoires, hémoglobine et hémocyanine, est donc bien la résultante d'un grand nombre de facteurs qui peuvent se rattacher, en résumé, soit à l'influence des milieux intérieur ou extérieur, soit à l'activité organique de l'individu, soit à la physiologie hépatique.

Considérant enfin, avec Macallum, l'hémoglobine comme un dérivé de la chromatine, nous pourrions, nous plaçant à un point de vue plus élevé, faire remarquer combien cette origine nucléaire est évidente chez les Mammifères où la production de l'hémoglobine au sein des hématies est liée à la chromatolyse.

Mais la question de l'évolution du pigment (Bohn, **1901**) en général, et en particulier du rapport existant entre l'hémoglobine et les autres pigments uriques d'une part, et les divers produits d'excrétion d'autre part, étant des plus complexe, se trouve en dehors des limites de notre sujet.

CHAPITRE IV

Fonction chimique acide du sang.

Le résultat des oxydations organiques est une combustion. Les matières azotées aussi bien que les hydrates de carbone et les graisses, principes de toute alimentation, produisent en brûlant de l'acide carbonique et déversent conséquemment celui-ci dans le torrent circulatoire.

Sous quelle forme l'y retrouvons-nous ?

Liebig a montré que le sérum, débarrassé de la sérine par l'alcool, donne avec le sublimé corrosif un dépôt cristallin brun d'oxychlorure de mercure comme le font les carbonates alcalins.

Cl. Bernard (**1869**) a imaginé de coaguler le sang par la chaleur, de concentrer la partie liquide par congélation et de la traiter par le chlorure de baryum. Du sang de Bœuf, soumis à cette manipulation fournit immédiatement, sans addition de CO^2, un précipité de carbonate. Du sang de Chien, à jeun, laissa également se produire un précipité dans les mêmes conditions d'expérimentation ; mais ce dernier précipité, contrairement au premier, ne faisait pas effervescence par les acides ; on doit, vraisemblablement, l'attribuer à la présence de phosphates solubles existant dans le sérum.

Étant donné la facilité avec laquelle le sang normal cède son acide carbonique dans la machine pneumatique, sans addition d'un acide étranger, il faut bien admettre que les carbonates qu'il contient sont à l'état de bicarbonates.

D'ailleurs, Liebig a également montré que du sérum sanguin, débarrassé de la sérine par l'alcool et traité par un courant d'hydrogène sulfuré abandonnait de l'acide carbonique. Or, cet acide carbonique ne peut préexister dans le sang qu'à l'état de bicarbonate ou de gaz dissous, car les carbonates neutres ne seraient pas attaqués dans ces conditions expérimentales.

D'autre part, les carbonates précipitant les sels terreux, il est phy-

siologiquement nécessaire que ceux-ci soient à l'état de bicarbonates dans le sang, puisque ce liquide physiologique, en outre de la soude et de la potasse, contient également de la chaux et de la magnésie, c'est-à-dire des bases terreuses.

Ces recherches, qu'avaient fait porter les auteurs précités sur le sang des Vertébrés supérieurs, nous les avons reprises, mais dirigées sur l'hémolymphe des Invertébrés, et en particulier de l'*Hélix* et de la *Maïa*.

Le sang de ces animaux :

1° dégageant, sous l'influence de l'hydrogène sulfuré, un gaz qui précipitait le chlorure de baryum ammoniacal,

2° ne rougissant pas directement la pthaléine du phénol, mais le faisant après évaporation, nous en concluons qu'il contient aussi des bicarbonates, contrairement à l'opinion de Heim (**1892**, p. 85).

Quant aux phosphates qui existent dans le sang en présence d'un excès d'acide carbonique, ce sont par là même des phosphates bimétalliques. Nous les avons dosés dans l'hémolymphe d'un certain nombre d'Invertébrés, et ce à propos de recherches comparées que nous faisions sur les phosphates de la coquille ou de la carapace d'une part, les phosphates du sang d'autre part (J. Gautrelet, **1900**).

Une bien faible quantité de l'acide carbonique du sang est à l'état de dissolution physique; Lambling (**1895**, p. 278) a établi d'après Strassburg que la quantité de ce gaz physiquement dissoute dans 100 cc. de sang est en moyenne de :

1 cc., 56 pour le sang artériel,

3 cc., 02 pour le sang veineux.

Le reste, soit 40 à 45 volumes °/₀, existe donc retenu dans le sérum sous forme de combinaison chimique, c'est-à-dire à l'état de bicarbonates alcalino-terreux comme nous venons de le faire voir.

Toutefois, la comparaison de la fixation de CO^2 par le sang avec

formation de bicarbonates, par absorption de ce gaz dans le cas d'une dissolution de carbonate de sodium, ne doit pas être poussée trop loin.

Lothar Meyer (**1857**), et à sa suite Setschenow (**1875**), Pflüger (**1864**), Zuntz (**1867**) ont étudié et mis en lumière des différences notables dans la manière de se comporter du sang et des bicarbonates alcalins.

En effet, le sérum sanguin du Chien, par exemple, contient une quantité d'alcali qui suffit pour fixer sous la forme de bicarbonate plus de 50 volumes d'acide carbonique pour 100 cc. de liquide ; or, sous l'action d'une pompe à mercure suffisamment puissante, on peut enlever à ce sérum presque tout son acide carbonique, soit les 4/5 ou les 9/10 de la quantité totale. La décomposition ne s'arrête donc pas au carbonate neutre ; elle va plus loin, comme si on avait ajouté un acide.

Avec le sang, au lieu du seul sérum, le départ de l'acide carbonique est complet pourvu que l'on continue l'opération suffisamment longtemps, si bien que l'addition ultérieure d'un acide au sang n'y provoque plus aucun dégagement de CO^2.

« On connaît, dit Maly (**1882**), l'essai de Pflüger dans lequel non seulement tout l'acide carbonique fut dégagé par la pompe, mais encore une certaine quantité de carbonate de soude ajoutée au sang fut décomposée par lui. »

« La conclusion, dit Lambling (**1895**), la plus plausible que l'on puisse tirer de ces faits, c'est qu'à côté de l'alcali qui fixe l'acide carbonique, le sang contient une ou plusieurs substances à caractère acide pouvant déplacer l'acide carbonique de ses combinaisons avec les bases, faire que chaque molécule de gaz carbonique est aussitôt éloignée de la réaction par l'action du vide. »

Ces propriétés acides du sang s'expliquent aisément par sa constitution.

Les bicarbonates et les phosphates, tout d'abord, ne représentent, en réalité, que des molécules acides incomplètement saturées dans

lesquelles il existe encore des atomes d'hydrogène remplaçables par un métal.

Il y a plus. Les combustions intérieures déversent sans cesse, on l'a vu, dans le torrent sanguin un excès d'acide carbonique.

Or. Sestchenow (**1875**) a rappelé, en l'appliquant à la composition du sang, ce fait déjà signalé par Berzélius, que le PO^4HNa^2 se transforme, au moins partiellement, en PO^4H^2Na sous l'influence de l'acide carbonique avec formation de CO^3HNa. En effet, des solutions étendues de phosphate de sodium bimétallique ne sont pas précipitées par le chlorure de baryum après avoir été traitées par CO^2. A côté de phosphates bimétalliques, le sang contient donc des phosphates mono-métalliques, c'est-à-dire deux fois « acides ».

Un grand nombre de produits de désassimilation acides, parmi lesquels les acides phosphorique, sulfurique et lactique dominent, affluent à chaque instant dans le système circulatoire (voir Drouin, **1892**, p. 16).

Les matières albuminoïdes, aussi, agissent comme acides faibles, en particulier, la sérine-albumine, la globuline (Sertoli, **1866**). L'hémoglobine, elle-même, jouit de propriétés acides très marquées.

Le sang est ainsi, en résumé, un mélange très complexe dans lequel des *sels non saturés* et les acides carbonique, lactique, urique, sulfurique, phospho-glycérique, oxybutyrique, chlorhydrique, etc., nagent en liberté.

Or, quand, dans un mélange de sels divers, l'un d'eux est acide ; quand il y a un seul acide libre même : c'est que toutes les bases sont saturées ; c'est que le mélange est acide.

Le sang est donc un liquide de fonction chimique acide.

CHAPITRE V.

Alcalinité apparente du sang.

Aux indicateurs colorés en général, au tournesol en particulier, le sang des Vertébrés, comme celui des Invertébrés également, est alcalin.

Prenons une bande de papier de tournesol, non de tournesol ordinaire, mais de papier de tournesol glacé à teinte sensible, papier de tournesol des confiseurs comme on l'appelle vulgairement, et laissons y tomber une goutte de sang, de sang de Chien, par exemple.

Une tache rouge, évidemment due à l'hémoglobine, se forme. Mais, avec un linge bien propre humecté d'un peu *d'eau distillée à réaction neutre*, essuyons la tache de sang, enlevons l'hémoglobine par conséquent ; nous voyons que notre papier sensible a bleui ; une tache bleue est apparue.

Avec du sang d'*Hélix* ou de *Maïa*, où un pigment rouge ne masque pas la réaction, la tache bleue se constate aussitôt.

La couleur de l'hémocyanine ne saurait être invoquée en ce cas, vu la faible épaisseur de l'hémolymphe. Cependant, par acquit de conscience, on peut opérer comme dans le cas de sang d'un Vertébré et laver la tache : le résultat est identique.

Cette réaction alcaline du sang au tournesol est toujours constatée. Jamais le sang, dans la série animale, même le sang pathologique, ne donne la réaction acide au tournesol.

Il semble donc y avoir contradiction avec le fait que nous avons énoncé précédemment, que le sang était un liquide acide.

Mais cette réaction alcaline du sang aux indications colorées n'est qu'une apparence.

Marcet (**1874**), a montré que la dialyse faisait perdre au sang son alcalinité ; celle-ci est donc due à des cristalloïdes.

Des expériences, de Liebig, de Cl. Bernard (**1869**) et des divers

auteurs que nous avons cités plus haut, il résulte que ces éléments ne sont pas des alcalis à l'état de liberté ; les diverses bases que le sang contient, potasse, soude, chaux, magnésie, etc., étant saturées.

Disons-le de suite, c'est aux bi-carbonates alcalins (KRAUS **1890**), (CAZENEUVE **1878**), et surtout aux phosphates monoacides alcalins et alcalino-terreux qu'est due la réaction alcaline au tournesol du sang.

Les bicarbonates, on le sait, quoique présentant des molécules acides incomplètement saturées, bleuissent le tournesol.

Il en est de même pour les phosphates bibasiques.

On le voit donc : la réaction alcaline du sang n'est qu'apparente, étant fonction de sels *incomplètement saturés*, c'est-à-dire acides.

D'où nous pouvons, dès maintenant, distinguer : l'*alcalinité apparente* du sang, alcalinité due aux bicarbonates et aux phosphates, et l'*acidité réelle* du sang, acidité qu'on peut appeler respiratoire étant surtout liée à l'excès de CO^2.

A l'acidité réelle correspond la *basicité* qui définit l'ensemble des corps rougissant ou non aux indicateurs colorés et susceptibles de saturer cette acidité.

Si l'on fait agir sur le sang un acide fort, l'acide oxalique ou l'acide sulfurique par exemple, en présence d'un excès de celui-ci, le sang ne bleuira plus le tournesol. On aura donc masqué la réaction alcaline apparente du sang. On aura mesuré cette réaction.

Mais, aura-t-on ainsi réagi sur toutes les bases du sang, bases qui luttent entre elles, peut-on dire, pour la saturation des acides carbonique, phosphorique, etc., etc., que nous avons montré précédemment inonder le torrent circulatoire ?

Non. Beaucoup de substances réellement basiques échappent à ce mode de dosage parce qu'elles sont sans influence propre sur les indicateurs colorés : tel est le cas de l'urée et des albuminoïdes en particulier (A. LUMIÈRE, L. LUMIÈRE et BARBIER, **1901**).

D'ailleurs, HANS MEYER disait déjà en **1883** : « Il est de toute évidence qu'on ne doit pas considérer comme bases ou acides tous les

corps et ceux-là seulement qui bleuissent ou rougissent le tournesol. Les amides comme l'urée, les acides amidés, les alcools (glycérine) et beaucoup d'autres composés qui ne réagissent guère ou ne réagissent que très faiblement, n'en doivent pas moins être considérés comme des composés basiques ou acides. »

Quand, donc, nous annihilons la réaction alcaline du sang par l'acide oxalique, par exemple, nous agissons sur les bases fortes qui sont en abondance plus ou moins grande dans le sang, le sérum en particulier.

Bunge (**1876**), outre l'ammoniaque proprement dite et les ammoniaques composées, libres, carbonatées ou phosphatées, pouvant exister dans le sang et éliminées par la manipulation, répartit ainsi les bases trouvées dans 1.000 grammes de cendre de sérum de Chien :

$K^2O = 0$ gr.,202
$Na^2O = 4$ gr.,341
$CaO = 0$ gr.,176
$MgO = 0$ gr.,041

« On peut négliger, ajoute Bunge, la petite quantité de potasse que contient le sérum et qui d'ailleurs provient peut-être en grande partie de la décomposition des globules blancs. »

On en peut dire autant de la chaux et de la magnésie, fixées sans doute très énergiquement par les albumines et les nucléo-albumines du sang, et l'on en est ainsi conduit à admettre que l'acide carbonique doit être presque entièrement retenu par la soude.

Mais le sang étant finalement un liquide de fonction chimique acide, pourquoi nous obstiner à mesurer son alcalinité, alcalinité apparente, au lieu de doser son acidité ?

Maly (**1882**) et Kraus (**1889-1890**), ont essayé de faire des dosages hémo-acidimétriques...

Toutefois, tout d'abord, vu l'emploi nécessaire de réactifs colorés, on peut faire aux dosages hémo-acidimétriques les mêmes reproches qu'aux dosages hémo-alcalimétriques.

De plus, l'inexactitude de ces méthodes de dosages hémo-acilimétriques est, à l'heure actuelle, un fait acquis.

Drouin (**1892**, p. 44) résume ainsi le procédé de Maly :

« Il ajoutait, dit-il, à un volume connu de sérum une lessive de soude titrée en quantité plus que suffisante pour convertir tout l'acide phosphorique en phosphate tribasique et tout l'acide carbonique en carbonate neutre. Les phosphates et carbonates ainsi formés étaient alors précipités par un volume connu d'une solution de chlorure de baryum, et le précipité barytique était séparé par filtration sur un filtre sec. Une portion adéquate du filtratum était alors titrée avec une liqueur d'acide chlorhydrique en présence du tournesol ou de la phénolpthaléine. Or, ce titrage indiquait toujours une alcalinité moindre que celle qui aurait dû correspondre à la lessive de soude ajoutée ; une certaine quantité de soude avait donc été neutralisée et cette quantité mesurait l'acidité réelle du sérum sanguin.

Le procès de cette méthode a été exposé par Jégou (**1901**) dans sa thèse sur « l'Acidité urinaire ».

« Les recherches de Berthelot et Longuinine (**1876**), écrit-il, basées sur la colorimétrie ont fait connaître que la constitution de l'acide phosphorique (polybasique à fonction mixte) permet de supposer l'existence de composés renfermant plus de trois équivalents de base pour une molécule acide.

« Blarez (**1886**) a montré par de nombreuses expériences l'existence de ces composés prévus par la théorie.

« En essayant alors nous-mêmes, ajoute Jégou, le procédé Maly sur des solutions artificielles contenant des phosphates et des carbonates d'un titre théorique connu, nous avons pu constater que le titre trouvé est toujours trop fort. »

« Quant à la méthode de Kraus, éliminant toutes les matières albuminoïdes (dont les propriétés acides sont bien connues) par l'acétate de potasse, il y a lieu de douter, dit Drouin, que le procédé dont il s'agit justifie la prétention de doser l'acidité du sang total. »

Les objections à faire à la méthode de Maly, Jégou les évite en donnant un procédé de dosage de l'acidité réelle urinaire fondé :

1° sur la propriété que possède l'acide phosphorique de former avec la magnésie, en présence du chlorure d'ammonium, un phosphate bien défini $PO^4MgAzH^4+6H^2O$ insoluble dans l'eau ammoniacale ;

2° sur la solubilité relative dans le chlorure d'ammonium des carbonates de chaux et de magnésie et même des urates de chaux et d'ammoniaque.

Peut-être un procédé analogue serait-il applicable au dosage de l'acidité du sang ?

De même, Jégou (**1901**), recommande l'emploi du papier de curcuma comme réactif indicateur.

Les autres réactifs offrent, en effet, chacun des inconvénients variés :

Le tournesol ne correspond pas à un des degrés de saturation de l'acide phosphorique ;

La phénolpthaléine et le « bleu soluble » sont décomposés par les sels ammoniacaux ;

Le curcuma possède la même valeur que la pthaléine du phénol : comme elle, il indique entièrement une des valeurs acides des phosphates monométalliques et peut être employé en présence de l'ammoniaque à la seule condition que celle-ci n'existe pas en trop forte proportion.

La tropéoline (Tausk, **1895**), qui devient jaune avec les alcalins et bleu violacé avec les acides, a le défaut de peu réagir avec les acides faibles.

Il en est de même pour la safranine (Ferranini et Greco, **1898**).

Lumière et Barbier (**1901**), adressent un reproche identique à la cochenille et à l'hélianthine ; ils préfèrent à tous ces indicateurs l'acide rosolique ; mais alors, peut-on dire, celui-ci est trop sensible à l'action de CO^2.

Les procédés chimiques de dosage de l'acidité ou de l'alcalinité

réelles du sang n'étant point entièrement satisfaisants, Höber (**1900**) a fait un essai d'application de la méthode électrolytique à la détermination de l'alcalinité du sang.

Nous ne saurions mieux faire, pour exposer le procédé électrolytique qui peut servir à la mesure de l'alcalinité du sang, que de donner un résumé que V. Henri a publié dans la *Revue générale des Sciences* (15 avril **1902**).

« D'après les théories de la chimie physique, écrit cet auteur, tout corps dissous dans l'eau, conducteur de l'électricité, ou comme on dit, tout électrolyte est considéré comme dissocié en *ions*, les uns chargés d'électricité positive, les autres chargés négativement...... Tous les acides se ressemblent au point de vue de leur dissociation électrolytique, ils ont tous comme *ion* positif l'hydrogène : par conséquent, on peut se servir de cette propriété pour définir l'acidité ; on dira qu'une solution est acide toutes les fois qu'elle contient des *ions* hydriques en liberté.

« De semblables considérations conduisent à dire qu'une solution est alcaline quand elle contient des *ions* OH en liberté.

« Le degré d'acidité ou d'alcalinité d'une solution est exprimé par le nombre d'*ions* H ou d'*ions* OH de cette solution. Cette détermination peut être faite par plusieurs procédés dont le choix dépendra de la nature de la solution. Avant d'examiner ces procédés, il est nécessaire d'examiner en quoi consiste le phénomène de la neutralisation.

L'auteur vient alors à conclure d'expériences probantes que l'acidité d'un acide faible, ou l'alcalinité d'une base faible se trouvera diminuée par l'addition d'un sel neutre du même acide ou de la même base.

« Dans la plupart des liquides de l'organisme, l'acidité ou l'alcalinité sont dues à des acides ou à des bases faibles, tels que les acides phosphorique, carbonique, lactique et l'ammoniaque, de telle sorte que les considérations précédentes trouvent une application directe dans l'étude de la réaction de ces liquides.

« Et même, dans un grand nombre de cas, les acides et les bases sont tellement faibles, que ces diverses considérations ne suffisent pas pour rendre compte des différentes réactions chimiques des liquides : c'est précisément le cas qui se présente dans l'étude du sang qui contient beaucoup de sels, dont la majeure partie est formée par le bicarbonate, le carbonate et le phosphate de soude.

« C'est surtout à la qualité de ces différents sels que doit être attribuée la réaction alcaline du sang, et pour comprendre cette alcalinité il nous est indispensable de dire quelques mots sur un phénomène très fréquent : l'hydrolyse.

« L'hydrolyse c'est le phénomène qui fait qu'une solution d'un sel à acide très faible, offre une réaction alcaline ; et inversement, qu'une solution d'un sel de base très faible présente une réaction acide.

« La conclusion pratique est que l'on peut être induit en erreur lorsqu'on fera une titration de l'alcalinité d'une solution de carbonate après l'avoir diluée avec de l'eau.

« Tout sel neutre modifiera la dissociation du carbonate de soude, c'est-à-dire influencera la quantité d'*ions* $HCO^{3'}$, et $CO^{3''}$, et par suite changera la concentration des *ions* OH' de la solution.

« Or, nous voyons que dans la plupart des méthodes employées pour doser l'alcalinité du sang, on fait arriver le sang dans une solution concentrée de sel neutre. Puis on dose en ajoutant un acide faible. Il serait très compliqué d'analyser complètement les différents changements de dissociation produits d'abord par l'addition de ces sels neutres, puis par les acides ; mais on peut affirmer (et l'expérience le confirme) que les changements produits peuvent être considérables et conduire à des erreurs très fortes.

« On se demande si la chimie physique, après avoir donné lieu à cette critique générale, ne pourrait pas nous indiquer les procédés que l'on devrait employer dans les dosages de l'alcalinité du sang.

« Deux méthodes générales. — Le premier procédé consiste à mesurer la vitesse d'une réaction qui se produit sous l'influence des

ions OH (ou des *ions* H dans le cas d'une solution acide). Le nombre de ces réactions catalytiques est très considérable, et puisque la vitesse est proportionnelle à la concentration des *ions* OH', on peut, en déterminant la vitesse d'une telle réaction, en déduire la concentration des *ions* OH. Dans le cas du sang, il semble que l'application de cette méthode ne puisse pas être faite à cause de la complexité de la solution.

« On est donc amené au second procédé : c'est la mesure des forces électromotrices des piles à gaz et l'application de la formule de Nernst pour les forces électromotrices des piles de concentration ».

Nous ne suivrons pas V. Henri dans les considérations mathématiques qui établissent la formule de Nernst.

D'ailleurs, finalement, vu la complexité du liquide sanguin, l'auteur en vient à se poser la question de savoir si la formule donnant la force électromotrice des piles de concentration, peut encore être appliquée avec le même degré de précision, dans le sang que dans le cas de solutions simples ?

Quoi qu'il en soit, une telle méthode de dosage hémo-acidimétrique ne saurait être d'une pratique courante ; et, actuellement du moins, vu l'insuffisance des procédés de dosages, aussi bien chimiques que physiques, de l'acidité vraie du sang, on en est réduit à ne pouvoir considérer que les seules variations de son alcalinité apparente.

CHAPITRE VI

Étude critique des méthodes de dosage de l'alcalinité apparente du sang. — Le procédé Drouin modifié par l'auteur.

La critique rationnelle des divers procédés hémo-alcalimétriques quantitatifs employés jusqu'ici se peut établir sous trois chefs.

Mais, auparavant, disons quelques mots des méthodes qualitatives.

En 1872, Mosler eut l'idée de mélanger le sang noir coagulé d'un leucémique à de la teinture de tournesol, et il constata le virage au bleu de ce réactif.

Cet expérimentateur avait cependant déjà été précédé dans ce genre de recherches, par Kulme qui, en 1865, avait démontré la réaction alcaline du sang en soumettant ce liquide à la dialyse, et par Liebreich (1868), qui imagina dans ce but un dispositif tout à fait original.

Préparant de minces plaques de plâtre, bien exemptes d'alcalis ou d'acides, ce chimiste les séchait tout d'abord, puis les imprégnait de teinture de tournesol et les séchait à nouveau. Une goutte de sang, disposée sur l'une de ces plaques réactives, faisait virer au bleu le tournesol sensible qui l'imprégnait, et un vigoureux jet d'eau suffisait pour, en éliminant la partie solide du sang déposé à la surface de la plaque, mettre la tache en évidence.

Les procédés qualitatifs ultérieurement préconisés par Nicola Reali (1884), Dario Boldi (avril 1885), et de Renzi et Marotta (juin 1885), reposent sur un principe analogue à celui de la méthode de Liebreich.

Schafer (1880-1882), le premier, utilisa un papier réactif imperméable. Il déposa une goutte de sang à la surface faiblement rougie d'un papier de tournesol glacé et sec, et constata, après quelques secondes d'attente et un essuyage avec le coin d'un linge imbibé d'eau, la coloration bleue du papier réactif.

Ceci étant donné, nous arrivons aux procédés quantitatifs.

Tout d'abord, un grand nombre d'auteurs ont préconisé un procédé gazométrique de dosage de l'alcalinité du sang.

Ils partent de ce principe que, plus les acides fixes prédominent dans le sang relativement aux bases, plus grande sera la proportion d'acide carbonique libre contenue dans ce sang ; et, plus grande sera la proportion de cet acide carbonique libre, plus facilement ce gaz sera éliminé par la respiration, en sorte qu'il en restera d'autant moins dans le sang.

Ils admettent en somme, que plus le sang est acide, moins il contient de CO^2 libre, et que l'on peut apprécier les variations de l'acidité propre du sang par le dosage du gaz carbonique qu'il contient.

Citons ici pour mémoire les noms de Walter (**1877**), Burckhardt (**1881**), Meyer (**1881-83**), Raimondi (**1884**) et Karl-Noorden (**1887**), qui ont préconisé cette méthode indirecte et dosé l'acide carbonique du sang en opérant généralement au moyen de la pompe à mercure.

Et d'eux Kraus (**1890**) ne diffère qu'en établissant le dosage de de CO^2 non pas volumétriquement, mais pondéralement.

Le procès de cette méthode gazométrique n'est plus à faire. Outre les difficultés opératoires qu'elle présente, elle doit être aussi considérée comme absolument inexacte; car il a été démontré depuis :

1° Qu'avec cette détermination de CO^2 on n'arrive pas à mettre en évidence l'alcali qui se trouve dans le sang lié avec d'autres acides ;

2° Que l'acide carbonique ainsi déterminé ne représente point celui qui se trouve dans le sang lié avec les alcalis ;

3° Que le pourcentage du sang en CO^2 ne dépend pas exclusivement de la quantité des alcalis que ce liquide renferme, mais encore de la tension en CO^2 dans les alvéoles pulmonaires : tension qui oscille dans des limites très larges avec le mécanisme respiratoire (Cohnstein, **1892**).

A deux méthodes générales se peuvent ramener tous les autres procédés directs de dosage, de l'alcalinité apparente du sang, imaginés jusqu'ici :

1° Dans un poids de sang donné on ajoute un acide titré jusqu'à neutralisation de la réaction alcaline;

2° On introduit d'emblée le sang dans un volume déterminé de liqueur acide titrée, puis l'on dose l'excès d'acide.

Drouin (**1892**, p. 33), essaya de transformer le procédé qualitatif Liebreich en une méthode quantitative.

Il imprégnait chaque parcelle poreuse d'une goutte de teinture de

tournesol et d'une quantité connue d'acide ; et il avait, dans ce but, préparé des solutions d'acide oxalique de titres gradués.

Au moment de faire un dosage alcalimétrique, il déposait au centre de chacun des carrés de papier-buvard réactif une goutte d'une solution de sulfate de soude, puis une fraction de goutte de sang. Le plasma diffusait. La zone imbibée par celui-ci se colorait en bleu foncé sur les carrés moins riches en acide, et sur l'un d'eux l'auréole bleuâtre ne se formait plus : c'était le point neutre.

John Berry, Haycraft et Williamson (**1889**), ont expérimenté un procédé analogue à celui de Drouin ; mais au papier poreux ils substituaient un papier glacé et laqué imbibé d'acide oxalique.

Dès **1850**, Cahen avait essayé de titrer alcalimétriquement le sérum au moyen d'une solution au centième d'acide phosphorique tribasique.

Zuntz (**1867**), opéra également avec l'acide phosphorique, mais sur le sang total.

Lassar (**1874**), reprochant à l'acide phosphorique d'être amphotère, lui préféra l'acide tartrique ; et pour chaque titrage il employait 30 grammes de sang.

Lépine (**1878**), chercha à n'employer que quelques gouttes de sang. Canard (**1878**) et Garel (**1880**), ses élèves, recueillaient 1 cc. de sang dans 2 cc. de sulfate de soude ; et, employant le procédé Zuntz, ils dosaient l'alcalinité, avec l'acide tartrique ou avec l'acide oxalique, à l'aide d'une pipette graduée en $^1/_{50}$ de centimètre cube.

Dans le travail qu'ils ont publié en **1886**, Mya et Tassinari firent usage d'un procédé qui consistait essentiellement à titrer, à l'aide d'une solution d'acide oxalique, 15 ou 20 cc. de sang d'une saignée mélangé à 10 ou 20 cc. d'une solution à 10 °/₀ de sulfate de soude.

Landois (**1885**), imagina le titrage suivant ; et son exemple fut suivi par Peiper (**1889**), Groeber (**1890**), Rumpf (**1891**), en Allemagne, et J. Jeffries (**1889**), en Amérique. C'est la méthode de Landois que tout récemment Marchesini (**1902**), voulut réhabiliter en la modifiant légèrement.

« On prépare d'avance, dit Landois, dix solutions d'acide tartrique

graduées que l'on conserve saturées de sulfate de soude. A l'aide d'un tube de verre effilé, que l'on divise par deux traits en deux moitiés égales de 6 mmc. environ, on aspire 6 mmc. de sel de Glauber tartrique n° 1, puis un volume égal de sang obtenu par la piqûre. On souffle le contenu dans un verre de montre. On agite et on examine la réaction du mélange en y trempant une languette de papier de tournesol neutre. On recommence au besoin les neuf autres liqueurs acides jusqu'à ce qu'on obtienne un mélange restant neutre au tournesol. On peut d'après le titre adopté pour les solutions calculer en NaOH l'alcalinité correspondant à 100 cc. de sang ».

Jaksch (**1888**), prépare dix-huit solutions d'acide tartrique additionnées de sulfate de soude et dépose 0 cc., 1 de sang dans chaque solution : il y trempe successivement un papier de tournesol bleu et un papier de tournesol rouge pour rechercher la neutralité.

Swiatecki (**1890**) et Winternitz (**1891**), reçoivent 10 cc. de sang dans 90 cc. de sulfate de soude à 10 °/₀ et préparent 5 cc. de ce mélange pour chaque essai.

Kraus (**1889-1890**), pour doser la « Saürecapacitat », capacité acide ou alcalinité du sang, élimine tous les abuminoïdes de ce liquide y compris l'hémoglobine par le sulfate d'ammoniaque, puis titre une partie du filtratum au moyen d'une solution acide et en présence de la « lackmoïd », matière colorante dérivée de la résorcine, bleue en solution alcaline et rouge en solution acide, dont l'usage a été recommandé par Traub et par Hock.

Drouin (**1892**) [1], donne un procédé, (lequel servit à faire tous les travaux qu'il a publiés à cette époque), venant en date après celui-ci ; il emploie une solution d'acide oxalique renfermant 2 gr.,10 de $C^2H^2O + 2H^2O$ par litre, c'est-à-dire une solution normale au $^1/_{30}$, en même temps qu'une dissolution de sulfate de soude à 10 °/₀ dont la neutralité absolue a été contrôlée.

[1] Drouin donne également dans sa thèse l'historique des méthodes employées en hémo-alcalimétrie et en hémo-acidimétrie jusqu'en 1872, Glatzel (**1896**) a complété jusqu'en 1896 cette revue synthétique.

La solution oxalique, additionnée de quelques parcelles de thymol, est gardée à l'abri de la lumière et se maintient ainsi dans un bon état de conservation.

Au moment d'opérer un dosage, on fait tomber dans une série de petits godets en porcelaine un nombre de gouttes croissant de la liqueur acide : I, II, III, IV....., IX, X, puis un nombre de gouttes décroissant de sulfate de soude : X, IX, VIII, VII....., II, I, de manière à rétablir un volume sensiblement égal dans tous les godets.

Connaissant le volume d'une goutte de liqueur acide on avait par là même le titre de chacun de ces mélanges et il ne restait donc plus qu'à y introduire un volume de sang égal pour tous les godets et à constater à l'aide du papier de tournesol lequel d'entre eux avait été neutralisé.

Pour cette opération Drouin faisait usage d'une petite pompe graduée, constituée par un tube de verre de 13 à 15 cm. de longueur et d'un diamètre intérieur de 2 mm. environ dont l'extrémité inférieure était effilée et l'extrémité supérieure soudée à un petit corps de pompe de 1 cm^3 de capacité.

Ce tube est divisé lui-même en dix parties égales d'une contenance de 50 mm^3 chacune, avec quatre subdivisions secondaires.

Pour chaque examen alcalimétrique, d'après le procédé Drouin, on prélève, à l'aide de la pompe graduée, 250 mm^3 (cinq divisions) de sulfate de soude que l'on déverse dans un petit verre conique.

On ajoute une quantité de sang aussi égale que possible à la dissolution de sel neutre. On mélange le tout avec la pointe de la pompe graduée et on aspire les 500 mm^3 que l'on répartit aussitôt par portions égales dans les dix godets.

On agite rapidement leurs contenus respectifs au moyen d'un fil de platine et on y dépose une étroite bande de papier sensible de tournesol.

La partie liquide du mélange s'élève seule, par capillarité, dans la portion du papier qui n'est pas immergée et donne, à ce niveau, une

réaction bleue dans les mélanges alcalins, et rouge dans les mélanges acides. Si un mélange reste neutre, c'est-à-dire si son papier de tournesol ne bleuit ni ne rougit, c'est que la quantité d'acide oxalique qui y avait été introduite représente exactement l'alcalinité du volume de sang déposé dans chacun des dix godets; et ces volumes de solution oxalique et de sang étant connus par le numérotage du godet et la capacité du corps de la pompe, ont peut facilement calculer sous forme de NaOH l'alcalinité de 100 cc. du sang sur lequel on a opéré.

Loewy (**1894**), fait couler le sang, qui sort de l'artère, dans une solution d'oxalate d'ammonium à 0,2 °/₀, de manière que à un volume de sang correspondent exactement neuf volumes de solution d'oxalate; pour chaque expérience, il suffit de 5 cc. de sang qui exigent conséquemment 45 cc. de solution d'oxalate. De cette manière le sang devient de couleur laque et incoagulable.

On place 5 cc. du mélange ainsi obtenu dans un verre ou une capsule de porcelaine, et d'une burette on y fait couler peu à peu une solution d'acide tartrique $\frac{N}{25}$ = 3 gr. d'acide tartrique dans 100 cc. d'eau distillée.

De temps à autre on porte une goutte du liquide en réaction sur du papier lakmoïde jusqu'à ce que la goutte y produise une tache rouge. On cesse alors d'ajouter l'acide, et on lit sur la burette la proportion de solution tartrique qui a été nécessaire pour saturer tout l'alcali contenu dans les 5 cc. de mélange employé respectivement, c'est-à-dire dans 1/2 cc. de sang de l'animal en observation.

Loewy dans son mémoire insiste longuement sur les avantages que l'on obtient avec le titrage du sang couleur laque comparativement aux autres procédés.

Quant aux papiers lakmoïdes et à la manière de les préparer, on trouve des renseignements détaillés dans le travail de Cohnstein cité plus haut et dans le travail de Bockmann (**1893**).

Fodera et Rogona (**1898**), dans leurs études sur l'alcalescence du

sang, employèrent la méthode de Lœwy ; mais ils insistent sur la sensibilité du papier réactif.

« Pour s'assurer de cette sensibilité, disent-ils, on fait une solution $\frac{N}{10}$ d'acide oxalique dans l'eau distillée, puis on dilue $\frac{1}{5}$ de cc. de celle-ci dans 100 cc. d'eau. Une goutte d'une telle dilution doit encore provoquer sur les papiers réactifs une coloration rouge manifeste.

« Or, en faisant toujours usage de la même solution colorante (lakmoïdine de Kalbaum qui offre toutes les qualités voulues) et de la même technique pour colorer le papier réactif, nous avons obtenu de très grandes différences de sensibilité, suivant le papier de soie employé.

« A côté de papiers absolument insensibles à la solution d'acide oxalique, de même on a toute une série de papiers diversement sensibles, jusqu'à obtenir une réaction avec une goutte de solution oxalique d'une dilution double de celle qui a été prise comme mesure. »

La méthode qu'indiqua Bottazzi en **1896**, n'est autre que la méthode de Lœwy modifiée.

On verse 3 cm^3 de sang, exactement mesurés, dans une éprouvette graduée en verre et à parois épaisses contenant 12 cc. d'une solution concentrée et parfaitement neutre de sulfate de magnésie.

On agite à plusieurs reprises le mélange dans l'éprouvette et l'on procède immédiatement à la centrifugation qui dure vingt minutes.

On obtient ainsi un plasma salin très limpide et très dilué, bien adapté au titrage.

Celui-ci est alors exécuté de la manière ci-après :

On ajoute au plasma salin trois ou quatre gouttes d'une solution sensibilisée de tournesol, et on y fait tomber goutte à goutte d'une burette divisée en dixièmes de centimètres cubes une solution à $\frac{N}{25}$ d'acide tartrique.

Pour le terme de la réaction on tient compte du même ton de couleur.

C'est encore, répétons-le, la méthode de Lœwy qu'employèrent Strauss (**1896**), Caro (**1896**) et Berend (**1896**), en y conservant le papier lakmoïde, mais en substituant l'acide sulfurique à l'acide oxalique.

Hutchison (**1896**), fit usage d'une série de papiers qu'il trempait également dans des dilutions sulfuriques : le papier I dans une solution normale, le papier II dans une solution à $\frac{N}{2}$, le papier X dans une solution à $\frac{N}{10}$.

Ce procédé offre l'inconvénient d'être par trop approximatif, les solutions présentant entre elles de trop grands écarts de titres.

Rigler (**1901**), dans une étude très documentée et originale sur les variations de l'alcalinité du sang, considérée surtout dans les maladies, rejette les méthodes de Zuntz, de Lœwy, de Tausk, l'emploi des acides et de l'iodométrie.

Et il donne un procédé qui n'est, au fond, qu'une simple modification de celui de Fodor (**1895**).

« Pour décolorer le sang total, dit ce dernier, je crois avoir trouvé le réactif dans l'alcool éthylique ; le mélange d'alcool au sang ne modifie pas l'alcalinité de ce dernier. Pour se rendre compte de ce fait, pas de démonstration directe, mais je procède ainsi : je prélève une certaine quantité de sang dans la veine jugulaire ; une moitié est envoyée dans 10 cc. d'alcool absolu, l'autre moitié est centrifugée. J'applique donc le procédé de Fodor, et de l'autre je dose l'alcalinité avec SO^4H^2. Les résultats sont concordants. »

Le procédé décrit par Rigler est le suivant :

Une certaine quantité de sang est versée dans un flacon contenant 10 cc. d'alcool absolu. Par pesée du flacon avant et après l'addition de sang, on a le poids du sang ajouté.

Un coagulum brun se forme ; on laisse reposer une demi-heure.

puis on ajoute 10 cc. d'eau distillée, on agite et on laisse reposer une demi-heure encore.

Le liquide incolore surmontant le caillot donne nettement une réaction alcaline au papier laqué.

L'on verse alors goutte à goutte, avec une burette de Mohr, une solution d'acide sulfurique contenant 50 grammes de SO^4H^2 par litre; et l'on fait des essais successifs de la réaction sur du papier laqué rouge, en employant à cet effet une pipette à tube capillaire.

Quant le papier ne bleuit plus, l'on fait un essai sur du papier laqué bleu.

Brunazzi, enfin, en **1901**, utilise le procédé de Cavazzani (**1900**) et constate en particulier la diminution de l'alcalinité dans la fièvre dont il étudie l'évolution à ce point de vue spécial.

Tels sont les procédés basés sur la méthode directe de dosage de l'alcalinité, procédés exposés dans l'ordre chronologique.

Les procédés différentiels sont d'invention beaucoup plus récente, et ce n'est qu'en **1894** que Shultz-Shultzenstein les mit en honneur.

Karfunkel (**1896**) le premier appliqua le procédé de Shultz-Shultzenstein qui consiste à prélever à l'aide d'une pipette capillaire graduée une petite quantité de sang que l'on met dans 12 cc. d'eau additionnée de 1 cc., 5 d'acide sulfurique à $\frac{1}{600}$.

On titre ensuite avec de la soude également à $\frac{1}{600}$, en présence de 10 cc. d'une solution d'érythrosine.

Karfunkel insiste sur les propriétés basiques des albuminoïdes et explique ainsi l'inconstance des chiffres alcalimétriques.

En **1897**, Lépine et Marty, pour ne pas être gênés par l'hémoglobine, reçoivent un certain poids de sang dans 10 cc. d'alcool additionné d'acide acétique, puis titrent l'acide acétique en excès dans la solution filtrée et incolore.

Ferrannini et Greco (**1898**), préfèrent le rouge-congo à tout autre indicateur et reviennent à l'acide oxalique qu'ils emploient à $\frac{1}{50}$. Ils

recommandent d'étudier et de comparer l'alcalinité du sérum, ainsi que l'alcalinité du sang total[1].

La méthode de Barbera (**1898**). consiste à ajouter au sang 2 cc. de sulfate de soude à 5 $^{0}/_{00}$ et 1 cc. d'acide tartrique. L'excès d'acide est évalué ensuite avec une solution titrée de soude.

En 1899, aucun procédé nouveau. Coradon (**1899**) applique le procédé de Schultz-Schultzenstein à la clinique et Brandenbourg (**1899**) insiste seulement sur la nécessité de tenir compte de la réaction des albuminoïdes.

En 1900, Hladik préconise le dosage de l'alcalinité des cendres du sang, mode opératoire qui avait d'ailleurs été indiqué par Drouin (**1892**).

La première critique qu'avec Lumière et Barbier (**1901**) nous puissions faire à un grand nombre de ces procédés, c'est la difficulté qu'offre l'appréciation du point de neutralisation à cause de la coloration du sang.

A tous on peut aussi objecter l'indécision qui résulte de l'emploi d'un indicateur coloré.

Beaucoup d'entre eux en outre exigent une longue et difficultueuse manipulation ; et l'on sait que l'alcalinité du sang vis-à-vis de certains de ces indicateurs, du tournesol en particulier, diminue rapidement à partir du moment où il est extrait des vaisseaux sanguins (Zuntz, **1867**, Winternitz, **1891**).

Enfin, la plupart de ces procédés, et c'est l'un des plus sérieux griefs à formuler contre eux, comportent une dilution du sang soit dans le sulfate de soude, soit dans l'eau distillée.

Or, nous avons montré plus haut quelles erreurs de titrage peuvent résulter de cette dilution, Henri (**1902**), par exemple, cite les chiffres obtenus dans les dosages de solutions aqueuses de carbonate de soude

[1] L'alcalinité du sang total est toujours plus élevée que celle du sérum, à l'état physiologique aussi bien qu'à l'état pathologique.

Drouin et Rigler, en particulier, l'ont démontré. Ce dernier auteur donne à l'appui de ce fait environ 300 titrages alcalimétriques du plasma et du sang total. Cela est dû à ce que dans l'alcalinité du sang total interviennent les albuminoïdes des globules dont la fonction basique est nette, comme nous l'avons déjà dit.

faits en présence de sels au moyen de l'acide oxalique. L'écart, dit-il, peut atteindre 25 %.

Voici d'aillleurs ses chiffres :

10 cc. H^2O	+ 5 cc.	Na^2CO^3	à 1 %	acide	=	9 cc., 7
10 cc. NaCl à 30 %	+ 5 cc.	—	—	—	=	12 cc., 2
10 cc. Na^2SO^4 à 20 %	+ 5 cc.	—	—	—	=	11 cc., 1
10 cc. $MgSO^4$ à 30 %	+ 5 cc.	—	—	—	=	12 cc., 0

Ce sont toutes ces critiques, à part la dernière, que les Lumière ont signalées et qu'ils ont voulu éviter en donnant un nouveau procédé de titrage de l'alcalinité du sang.

Le titrage qu'ils proposent est basé sur la propriété qu'offrent l'acide iodhydrique et l'acide iodique de réagir l'un sur l'autre en abandonnant leur iode et en formant de l'eau, selon l'équation :

$$5\ HI + IO^3H = 6\ I + 3\ H^2O$$

Le mode opératoire est le suivant :

On prépare les quatre solutions :

A. — KI 50 gr.
KIO^3 13 —
Eau 500 —

B. — $HCl \frac{N}{8} = 2$ gr., 92 par litre.

C. — $Na^2S^2O^3 + 5H^2O = 4$ gr., 50 par litre.

D. — NaCl à 30 %

Dans un ballon jaugé de 35 cc. et bouché à l'émeri, on introduit 5 cc. de la liqueur acide *B*. On tare le ballon et on y ajoute 20 à 30 gouttes de sang. On pèse de nouveau et on calcule quel volume de liqueur acide il faut ajouter pour avoir exactement 5 cc. de liquide acide par gramme de sang. On ajoute ce volume supplémentaire d'acide qu'on a calculé et on complète jusqu'au trait de jauge avec la solution *D*. On agite le ballon et on abandonne pendant une heure.

D'autre part, on prépare un ballon témoin avec 5 cc. de liqueur acide et 30 cc. de solution salée.

On filtre alors le premier ballon et on prélève 10 cc. de la liqueur filtrée que l'on place dans un flacon de 50 cc. en présence de 2 cc. de liqueur *A*.

On titre alors, avec la liqueur d'hyposulfite *C* et l'empois d'amidon comme indicateur, les deux flacons ainsi préparés; et à l'aide des chiffres obtenus, on calcule quelle est la quantité d'acide qui a disparu dans la neutralisation du sang.

Pour nous, c'est le procédé Drouin que nous avons généralement utilisé dans nos recherches, mais nous avons aussi tenté de le modifier afin de parer aux objections dont il était susceptible.

Nous avons tout d'abord voulu éviter l'erreur de titrage provenant de la dilution.

Le sang des Invertébrés étant incoagulable dans la plupart des cas, l'emploi du sulfate de soude était donc inutile. Quant au sang des Vertébrés, nous le recueillîmes dans une capsule qui avait été simplement humectée avec quelques gouttes d'une solution neutre d'oxalate de soude : sel que l'on sait jouir de la propriété de rendre le sang incoagulable.

Seconde modification : afin d'opérer rapidement le titrage, et afin aussi de distribuer d'égales quantités de sang dans les dix godets, au lieu de la pompe graduée que recommande Drouin, nous usâmes parfois d'un compte-gouttes normal à $^1/_{20}$ de cc.

C'est d'ailleurs avec un semblable compte-gouttes que nous répartissions auparavant I. II. III. . . . . IX. X gouttes de la solution oxalique dans les mêmes godets.

Dans le cas des Invertébrés de petite taille, Huître, Pecten, etc.. nous fîmes usage spécialement, tant pour la répartition de l'acide dans les godets que pour celle de l'hémolymphe, d'un compte-gouttes à $^1/_{60}$ de cc., grâce à la finesse de la pointe duquel le sang pouvait être recueilli directement dans le cœur de l'animal et d'une seule aspiration (faite avec une poire de caoutchouc) résultait, dans tous les cas,

un poids suffisant d'hémolymphe pour déterminer la chute de la goutte dans le godet [1].

Nous employâmes aussi, à titre de modification du procédé Drouin — et cela offre une très grande importance pour rendre comparables les points de neutralisation — un *papier de tournesol glacé* amphotère et très sensible, cette sensibilité étant constante ainsi que des essais préalables nous l'avaient démontrée. A noter que le point d'arrêt de la réaction doit être l'apparition de la teinte rouge et non la neutralisation.

Enfin, Lumière et Barbier adressaient au procédé Drouin une dernière objection : étant donné la grande différence en milligrammes d'acide oxalique et de soude que présentent entre eux les godets, différence qui est la raison de leur progression, ces auteurs faisaient remarquer que la méthode Drouin ne permettait point de déterminer les titres intermédiaires.

Or, à notre avis, c'est une objection à laquelle il est facile de remédier.

Admettons, par exemple, que le tournesol ait bleui dans le godet III et rougi dans le godet IV ; le chiffre alcalimétrique était donc intermédiaire entre ceux correspondant à III et à IV.

Mettant deux gouttes du même sang dans un godet, nous essayions si la neutralisation était obtenue avec trois gouttes de la même solution oxalique. Si oui, un calcul très simple de progression arithmétique nous permettait de déterminer le titre alcalimétrique du sang en question .

Et, ainsi de suite, en variant les nombres respectifs de gouttes de sang et de gouttes de solution oxalique, nous pûmes établir entre

[1] Nous savons qu'on peut objecter à l'emploi des compte-gouttes que la tension superficielle des divers liquides n'étant pas la même, le nombre de gouttes compris dans 1 cc. soit de sang, soit d'hémolymphe peut ne pas correspondre au titre du compte-gouttes. Nous nous sommes cependant expérimentalement rendu compte que d'une façon pratique l'écart ne dépassait pas la limite des erreurs manipulatoires.

Le fort calibre $^1/_{20}$ du compte-gouttes employé par nous a exigé une solution oxalique de titre plus faible que celle de Drouin. Comme modification, nous avons donc adopté une liqueur oxalique $\frac{N}{150}$ = 0 gr., 42 par litre.

chaque godet une proportionnalité différentielle, limitant à $^1/_{10}$ de l'erreur primitive existant entre deux godets, le dosage de l'alcalinité du sang.

Et, à ce propos, notons aussi que, si les tables que nous donnons indiquent un écart assez considérable entre les chiffres alcalimétriques de deux godets voisins, c'est que ces chiffres ne se rapportent pas au dosage en lui-même mais à 100 cc. de sang, c'est-à-dire à un multiple très élevé du titrage effectif.

En tout cas, pour préciser, disons que dans ce titrage le tournesol indique un écart d'appréciation qui n'est que de $^1/_{100}$ de mmgr. de NaOH pour l'emploi du compte gouttes à $^1/_{20}$ de cc. Avec le compte-gouttes à $^1/_{60}$ l'écart est encore moindre et n'atteint alors que $^1/_{1000}$ de mmgr. du même NaOH.

Disons, enfin, que dans le cas d'hémolymphes faiblement alcalines comme celles des Invertébrés, l'addition d'une seule goutte de solution acide suffisait pour rougir le tournesol.

Dans ce cas, il fallait plusieurs gouttes de sang alcalin pour neutraliser une goutte d'acide, mais le même calcul par progression arithmétique précité nous donnait encore la solution cherchée.

Nous avons donc dressé des tables — lesquelles nous donnons ci-dessous — qui permettaient par une simple lecture, d'évaluer en NaOH, l'alcalinité de 100 cc. d'un sang ou d'une hémolymphe.

En résumé, notre procédé de dosage alcalimétrique du sang est le suivant :

Répartition dans 10 godets, à l'aide d'un compte-gouttes, à $^1/_{20}$ ou à $^1/_{60}$ selon le cas, de I, II, III, IV, V, VI, VII, VIII, IX, X gouttes d'une solution d'acide oxalique à 0 gr., 42 °/₀₀.

Répartition à l'aide de semblables compte-gouttes d'une quantité égale partout d'hémolymphe recueillie directement avec le même compte-gouttes ou de sang reçu dans un vase lavé avec une solution d'oxalate neutre de soude.

Reconnaissance du point de neutralisation au moyen de papier du tournesol glacé et à teinte sensible précitée.

Lecture de la table indiquant les teneurs du sang en mmgr. de NaOH pour 100 cc.

I. — Table donnant en milligrammes de NaOH l'alcalinité apparente de 100 cc. de sang pour l'emploi du compte-gouttes à $\frac{1}{20}$ de cc.

1 goutte = $\frac{1}{20}$ cc. de sang neutralisée par :

	Titre alcalimétrique
1 goutte d'acide oxalique à $\frac{1}{20}$ cc.	26,6
2 » » » »	53,2
3 » » » »	79,8
4 » » » »	106,4
5 » » » »	133,0
6 » » » »	159,6
7 » » » »	186,2
8 » » » »	212,8
9 » » » »	239,4
10 » » » »	266,0
11 » » » »	292,6
12 » » » »	319,2
13 » » » »	345,8
14 » » » »	372,4
15 » » » »	399,0

II. — Table donnant en milligrammes de NaOH l'alcalinité apparente de 100 cc. de sang pour l'emploi du compte-gouttes à $\frac{1}{60}$ de cc.

1 goutte = $\frac{1}{60}$ cc. de sang est neutralisée par :

	Titre alcalimétrique
1 goutte d'acide oxalique à $\frac{1}{60}$ cc.	8,6
2 » » » »	17,2
3 » » » »	25,8
4 » » » »	34,4
5 » » » »	43,0
6 » » » »	51,6
7 » » » »	60,2
8 » » » »	68,8
9 » » » »	77,4
10 » » » »	86,0

Si la méthode que nous venons d'indiquer n'est pas à l'abri de toute critique, elle peut en tout cas, croyons-nous, rendre de grands services, car elle est d'un usage pratique et donne sinon des chif-

fres d'alcalinité apparente absolus, du moins des résultats parfaitement comparables entre eux et fournit ainsi des données des plus intéressantes aussi bien en physiologie générale qu'en pathologie.

CHAPITRE VII

Alcalinité apparente et pigments respiratoires du sang dans la série animale.

Tant à l'aide de notre procédé que de celui de Drouin, nous avons effectué des dosages de l'alcalinité apparente du sang et de l'hémolymphe chez un grand nombre de Vertébrés et d'Invertébrés; et disons-le de suite, d'une façon générale, les chiffres trouvés par nous sont plus faibles que ceux donnés par Drouin, ce qui tient sans doute à la suppression du sulfate de soude.

Les titrages alcalimétriques faits dans la série animale jusqu'à ce jour n'avaient porté que sur le sang des Animaux supérieurs, et les chiffres donnés par les différents auteurs ne sont pas toujours concordants.

L'hémo-alcalimétrie de l'Homme normal en est la preuve.

Mya et Tassinari (**1886**), quoique opérant sur du sang provenant de la saignée, ont trouvé le chiffre le plus élevé : ils évaluent, en effet, à 400 milligrammes de NaOH l'alcalinité de 100 centimètres cubes de sang.

Or, on sait que le sang veineux est moins alcalin que le sang artériel, puisque Drouin (**1892**), ayant étudié comparativement le sang artériel et le sang veineux chez un Lapin, l'a nettement constaté, comme Garel (**1880**) l'avait fait pour l'Homme lui-même.

Pour Landois (**1885**) et Peiper (**1889**), d'ailleurs, l'alcalinité du sang total de l'Homme correspond à 218 mmgr., de même que pour Canard (**1878**) il est de 228 mmgr., de même encore que pour Drouin (**1892**) il répond à 206 mmgr., chiffres concordant sensiblement cette fois.

Les écarts sont encore plus marqués dans les titrages hémo-alcali-

métriques des animaux : et ces écarts sont non seulement imputables aux méthodes différentes de dosages, mais encore aux diverses conditions dans lesquelles ceux-ci ont été faits : conditions d'alimentation, de mode anesthésique, d'âge, etc., etc.

L'alcalinité du sang diminuant rapidement après la mort, il importe de toujours faire les dosages sur des animaux vivants.

Alors que Mya et Tassinari (**1886**), donnent comme titre alcalimétrique du Chien 360 mmgr., toujours pour 100 cc. de sang, Lassar (**1874**), trouve un chiffre beaucoup plus faible, de 164 mmgr. 4 à 167 mmgr., 7, et Drouin (**1892**, p. 63), n'accuse que 152 mmgr., 67.

Pour nous, la moyenne des résultats d'examens pratiqués tantôt sur le sang artériel, tantôt sur le sang veineux des Chiens, peut être représentée par le chiffre de 133 mmgr.

Le chiffre le plus élevé que nous ayons obtenu a été de 166 mmgr., comme le chiffre le plus faible 100 mmgr. environ.

D'après nos recherches personnelles, le Lapin offre un titre alcalimétrique du sang égal à 160, qui ne diffère, d'ailleurs, que très peu de la moyenne des chiffres hémo-alcalimétriques des autres auteurs : de 153 mmgr. à 248 mmgr. pour Drouin (**1892**), 182 mmgr. pour Landois (**1885**), 160 pour John Jeffries (**1889**), et 165 mmgr. pour Winternitz (**1891**).

Le titre alcalimétrique du Cobaye est, pour nous, égal à 186 mmgr., 60, alors que Drouin a trouvé 222 mmgr., 24.

Le Rat, le Mammifère qui nous a fourni, ainsi qu'à Drouin d'ailleurs, le titre hémo-alcalimétrique le plus élevé, nous a donné comme moyenne 239 mmgr. environ, Drouin citant un chiffre de 244 mmgr., 4.

Le Veau, le Porc, le Cheval ont des titres alcalimétriques sensiblement égaux, c'est-à-dire un peu supérieurs à 216 mmgr., sans atteindre toutefois 260 mmgr., et avec une moyenne de 220 mmgr., dit Drouin.

Landois (**1885**) a indiqué pour ces animaux un titre beaucoup plus faible, 70 mmgr., que Drouin met d'ailleurs en doute, mais que nous avons parfois rencontré.

Pour le Bœuf, nous avons trouvé un chiffre de 173 mmgr.

La Grenouille nous a fourni, comme à Drouin aussi, précisément ce chiffre de 70 mmgr. Notre mélange correspondant à 68 mmgr. était un peu dépassé, très légèrement.

Le Lézard a un titre, au contraire, à peine égal à 66 mmgr.; comme moyenne de Reptiles, nous prendrons ce chiffre.

Le titre maximum a été donné par le Moineau, 266 mmgr., 31, le Pigeon offrant un chiffre un peu inférieur, quoique très élevé, comme tous les Oiseaux d'ailleurs, 250 mmgr. environ.

Le résultat docimasique minimum parmi les Vertébrés est celui des Sélaciens. Nous avions à notre disposition à Roscoff un grand nombre de *Scyllium*, et nous avons ainsi pu opérer un grand nombre de titrages.

La moyenne est égale à 62 mmgr. environ.

La Torpille (*Torpedo*) et la Raie (*Raja maculata*) nous ont donné un semblable résultat.

Il en a été de même, d'ailleurs, pour *Mustelus vulgaris* et *Conger*.

Le titre alcalimétrique des Poissons de mer, quoique faible, n'est donc pas nul, comme les observations de Rabuteau et Papillon (**1873**, p. 135) portaient à le croire.

Parmi les Poissons d'eau douce, la Carpe semblerait avoir un chiffre alcalin un peu plus élevé que celui des Poissons de mer, et compris entre 51 mmgr. et 79 mmgr., soit 65 mmgr. en moyenne.

Si nous passons aux Invertébrés où le sang présente, ainsi que nous l'avons dit plus haut, malgré l'assertion de Heim (**1892**), la réaction alcaline apparente due aux phosphates et aux bicarbonates, nous trouvons des chiffres beaucoup plus faibles que chez les Vertébrés.

A part le *Pecten*, qui nous a donné un chiffre voisin de 43 mmgr., 9, l'alcalinité des Lamellibranches est des plus basses, soit 23 mmgr., 9 en moyenne.

C'est encore ce chiffre que nous avons retrouvé dans l'*Ostrea edulis*, les *Mytilus*, la *Venus verrucosa*, le *Cardium edule*, la *Mya arenaria*.

C'est l'hémolymphe de ces animaux qui, avouons-le, nous a présenté les plus grandes difficultés dans le titrage, vu leurs petites dimensions. Nous puisions le sang directement dans le cœur, nous l'avons déjà dit, en prenant toutes les précautions nécessaires pour qu'il ne se mélangeât pas avec de l'eau de mer. Avec un papier buvard très fin nous essuyons très soigneusement le péricarde en particulier, ainsi que les organes voisins, de façon à ce que l'eau salée ne monte pas par capillarité dans notre compte-gouttes spécial.

L'alcalinité des Acéphales est de bien peu supérieure à celle de l'eau de mer, et parfois même nous nous sommes demandé si elle ne serait pas identique ?

Nous avons, en effet, essayé de déterminer le titre alcalin de l'*eau de mer* dans différentes conditions, et nous avons vu que celle-ci variait.

L'eau *puisée au large* (toujours à Roscoff) nous a donné un titre alcalimétrique égal au maximum à 21 mmgr., 9 °/₀ cc., titre, inférieur donné à celui des *Ostrea*, des *Pecten*.

Mais l'*eau de mer*, prise *près de la côte*, semblait offrir un titre alcalin plus élevé ; et l'eau contenue dans les bacs de l'aquarium où vivent les animaux du laboratoire nous a présenté le chiffre de 32 mmgr., ainsi que l'eau contenue dans les valves d'un Pecten.

D'après Dittmar (**1885**) l'*eau de mer* offrirait une réaction alcaline, fait déjà constaté par Bibra ; mais Buchanan (**1893**) a précisé et formulé un chiffre d'alcalinité variant entre 53 mmgr. 3 et 58 mmgr. exprimé en CO^2 et par litre (= 100 mmgr. par litre = 10 mmgr. par 100 cc.), dans une étude comparée qu'il fit des eaux de l'Atlantique et de la Méditerrannée.

Parmi les Vers, nous avons fait porter nos recherches sur un assez grand nombre d'Annélides ; les Arénicoles, *Nereis*, *Nephthys* nous ont donné un chiffre alcalimétrique sensiblement équivalent et égal à 38 mmgr. environ. Bien entendu, nous parlons ici de l'alcalinité apparente du liquide sanguin proprement dit, liquide rouge, et non du liquide jaune contenu dans la cavité générale,

lequel, d'après nos recherches, offrirait un chiffre alcalimétrique plus faible.

Le titre alcalimétrique moyen de 40 mmgr. pour 100 cc. d'hémolymphe peut être attribué à la plupart des Céphalopodes et des Gastéropodes parmi les Mollusques, comme encore à l'ensemble des Crustacés parmi les Arthopodes.

Nous avons eu entre les mains à Roscoff un grand nombre de ces animaux ; et en particulier les Poulpes, les Seiches, les Homards, les *Maïa*, les *Carcinus*, les Bernards-l'Ermite, nous ont donné ce chiffre, qui a encore été la moyenne d'un nombre considérable de titrages effectués à Paris sur l'Escargot et l'Écrevisse.

Toutefois, nous devons dire que ce chiffre de 40 mmgr. ne doit pas être regardé comme absolu, la *Maïa* en particulier ayant souvent un titre plus faible et l'Écrevisse un titre plus élevé.

Les Escargots aussi, nous ont souvent fourni un chiffre supérieur; et, pour ceux-là tout au moins, devons-nous peut-être regarder comme égal à 79 mmgr. environ leur titre alcalimétrique moyen.

Même, sans rien affirmer, les chiffres étant assez variables, peut-être pourrions-nous voir une progression croissante dans le chiffre de l'alcalinité apparente (progression à raison très faible évidemment) des Céphalopodes à l'*Hélix* en passant par les Crustacés ; ce qui ferait, qu'en définitive, nous pourrions considérer comme égal à 40 mmgr. le titre alcalimétrique des Poulpes et des Seiches, égal à 54 mmgr. celui des Crustacés *en général*, et enfin équivalent à 74 mmgr. celui de l'*Hélix*.

Nous donnons d'ailleurs ci-dessous un relevé des principaux chiffres obtenus par nous dans les titrages hémo-alcalimétriques des Invertébrés.

Ostrea edulis	23 mmgr.	*Mytilus edulis*	26 mmgr.
» »	26 »	» »	26 »
» »	13 »	*Venus verrucosa*	43 »
» »	26 »	» »	34 »
» »	34 »	» »	26 »
» »	26 »	» »	13 »

Venus verrucosa	26 mmgr.	*Octopus vulgaris*	34 mmgr.
» »	26 »	» »	43 »
Mya arenaria	26 »	» »	43 »
» »	43 »	*Sepia officinalis*	43 »
» »	26 »	» »	39 »
» »	26 »	» »	43 »
Cardium edule	26 »	*Carcinus mœnas*	53 »
» »	26 »	» »	60 »
Pecten Jacobæus	42 »	» »	66 »
» »	26 »	» »	43 »
» »	43 »	» »	43 »
» »	43 »	*Homarus vulgaris*	43 »
Arenicola piscatorum	43 »	*Bernhardus pagurus*	43 »
» »	43 »	» »	66 »
» »	23 »	» »	43 »
» »	34 »	» »	43 »
» »	39 »	*Astacus fluviatilis*	79 »
» »	39 »	» »	43 »
Nereis cultrifera	39 »	» »	79 »
» »	43 »	» »	53 »
» »	39 »	*Maïa squinado*	39 »
Nephtys diversicolor	39 »	» »	43 »
» »	43 »	*Helix pomatia*	79 »
Terebella nebulosa	17 »	» »	79 »
» »	39 »	» »	43 »
» »	39 »	» »	53 »
Octopus vulgaris	43 »	» »	53 »
» »	43 »	» »	53 »
» »	53 »		

Les résultats, pour un même animal, sont, on le voit, assez divers ; bien différentes, on le comprend, sont les conditions de vie ou de milieu, et il faut tenir compte des variations de ces facteurs tant physiologiques que pathologiques, lesquels, nous le montrons dans ce chapitre, ont une si grande influence sur l'alcalinité de l'hémolymphe.

Donnés au hasard, les chiffres alcalimétriques de la série animale n'offrent pas grand intérêt ; mais il en sera tout autrement quand, énumérant les diverses classes d'animaux suivant leurs affinités zoologiques, nous ferons voir que l'alcalinité de leur milieu intérieur croît dans le même ordre.

Alors, en effet, que les Invertébrés en général, les Mollusques en particulier, au bas de l'échelle animale, sont les individus dont l'alcalinité est la plus faible, les Mammifères et les Oiseaux au contraire,

offrent l'alcalinité apparente maximum. Et les animaux intermédiaires dans la série zoologique présentent des titres hémo-alcalimétriques compris entre ces deux extrêmes.

Voici un tableau résumant les recherches générales :

Ostrea	26 mmgr.	en NaOH °/o	*Scyllium*	62 mmgr.	en NaOH °/o
Mytilus	26 »	»	*Mustelus*	62 »	»
Venus	26 »	»	*Raja*	62 »	»
Mya	26 »	»	*Conger*	62 »	»
Cardium	26 »	»	Carpe	65 »	»
Pecten	43 »	»	*Rana*	70 »	»
Arenicola	39 »	»	*Lacerta*	70 »	»
Nereis	39 »	»	*Coluber*	70 »	»
Nephtys	39 »	»	*Canis*	133 »	»
Terebella	39 »	»	*Lepus cuniculus*	160 »	»
Octopus	43 »	»	*Homo*	228 »	»
Sepia	43 »	»	*Cavia cobaya*	186 »	»
Carcinus	53 »	»	« Veau »	231 »	»
Bernardus	53 »	»	*Sus*	231 »	»
Astacus	60 »	»	*Equus*	231 »	»
Maïa	60 »	»	*Mus decumanus*	239 »	»
Hélix	66 »	»	*Columba*	250 »	»
Torpedo	62 »	»	*Passer*	266 »	»

On le voit, l'ordre dans lequel se succèdent les classes d'animaux groupés d'après leur titre hémo-alcalimétrique est précisément celui dans lequel augmente l'activité des combustions respiratoires.

Drouin (**1892**, p. 69), avait déjà fait une remarque analogue en comparant les chiffres croissants de l'alcalinité du sérum sanguin des Vertébrés et l'ordre parallèle de leurs affinités zoologiques.

Cet auteur calculait l'alcalinité pour 1 gramme de résidu sec du sang et l'exprimait également en milligrammes de soude.

Les chiffres qu'il a donnés sont ceux ci-après :

Anguille	Traces non dosables.	Veau	8 mmgr 596 de NaOH.
Carpe	Traces non dosables.	Cheval	8 » 845 »
Lézard ocellé	4 mmgr 130 de NaOH.	Rat	10 » 477 »
Couleuvre à collier	5 » 121 »	Mouton	10 » 486 »
Grenouille	6 » 095 »	Bœuf	11 » 632 »
Chien	6 » 281 »	Canard	12 » 391 »
Homme	7 » 696 »	Corneille	14 » 372 »
Cobaye	8 » 257 »	Poulet	14 » 509 »

Et ce tableau, comparé à celui que nous donnons plus haut, montre

en même temps le parallélisme qui existe entre l'alcalinité du sérum sanguin et celle du sang total.

Au chapitre II, nous avons mis en regard les coefficients respiratoires exprimés en litres d'oxygène et les coefficients thermiques donnés en calories des divers animaux tant Invertébrés que Vertébrés; il suffit donc, maintenant, de s'y reporter pour se rendre compte que l'ordre dans lequel se succèdent les animaux groupés dans l'ordre croissant de leurs combustions, de leur activité organique, est bien le même que celui de leur alcalinité du sang.

Les Animaux aquatiques, dont la respiration offre l'activité la moins considérable, sont ceux dont le titre hémo-alcalimétrique est précisément le plus faible.

Les Oiseaux, dont les combustions sont les plus exagérées ont, par contre, une très forte alcalinité de sang.

Cette différence dans l'activité des combustions entre les animaux aquatiques et les animaux terrestres est encore rendue plus évidente par la comparaison particulière de deux animaux appartenant à la même espèce ou à des espèces très voisines ; nous avons nommé la *Testudo græca* ou Tortue terrestre et *Emys americana* ou Tortue d'eau douce.

Alors que le premier de ces deux animaux, par le seul fait de l'énorme carapace qui le protège et dont l'entretien exige vraisemblablement la mise en circulation de nombreux matériaux calcaires, possède un titre hémo-alcalimétrique très élevé, qui le met hors la série des Reptiles (216 mmgr. environ), le second, qui vit dans l'eau, malgré la même carapace, présente certainement une activité des échanges inférieure, laquelle se traduit par une alcalinité apparente de son sang beaucoup inférieure (70 mmgr., toujours en NaOH) ; il se rapproche, physiologiquement parlant, des Batraciens ou des Poissons.

C'est la même raison, sans doute, qui a fait que nous avons trouvé pour l'Escargot, un titre alcalimétrique supérieur à celui de tous les autres Gastéropodes, même marins.

L'alcalinité normale de *Hélix* éveillé, est en effet de 66 mmgr. de NaOH, alors que celle du Buccin ou de la Patelle, deux Gastéropodes marins, n'est que 43 au maximum.

Enfin, le sang des Insectes terrestres présente une alcalinité plus forte que celui des Insectes aquatiques (Hydrophile).

Or, l'intensité des combustions se traduisant, à première vue, par une plus grande quantité de pigment, d'hémoglobine. par exemple. dans le torrent circulatoire, il était intéressant de voir docimasiquement si cette proportion croissante de pigment concordait avec l'augmentation de l'alcalinité apparente.

Nous avons donc, dans la littérature de l'hémoglobine, cherché les chiffre donnés par les auteurs dans la série animale, et nous avons nous-mêmes fait un grand nombre de dosages de pigments.

Nous nous sommes, dans ce but, servi de l'hématoscope d'Hénocque, qui permet d'opérer à la fois avec rapidité et avec une précision suffisante inférieure toutefois à la méthode calorimétrique de Lapicque.

Les chiffres se rapportant à l'Homme sont des plus nombreux ; mais nous ne relèverons parmi les auteurs ayant fait des dosages hématospectroscopiques que le nom de Landois (**1892**), qui indique le chiffre de 13 gr., 77 % de sang, celui d'Hénocque (**1895**. p. 92), qui donne 13 ou 14 %.

Becquerel et Rodier (**1854**), opérant, bien antérieurement, par le procédé chimique et indirect du dosage du fer des globules rouges, avaient évalué d'ailleurs la proportion d'hémoglobine du sang de 12 gr., 09 à 15 gr. %.

Ce chiffre concorde, on va le voir, avec ceux donnés par Wiskemann (**1876**), et Leichtenstern (**1878**) qui, par la méthode plus précise encore de la spectrophotométrie, ont obtenu comme moyenne de 61 déterminations, le pourcentage de 14 gr., 16.

J. Otto (**1885**) a trouvé chez 25 hommes de dix-neuf à trente-cinq ans de 13 gr., 55 à 15 gr., 30, c'est-à-dire une moyenne de 14 gr., 43.

Comme le fait remarquer Lambling (**1895**, p. 184), chez les Mammi-

fères, la teneur en hémoglobine paraît se rapprocher beaucoup de celle que l'on observe chez l'Homme.

Chez le Chien, dit-il, les déterminations très soignées de J. Otto, ont donné pour les Chiens mâles, de 12 gr., 27 à 15 gr., 98 d'hémoglobine pour 100 cc. Ces chiffres concordent bien tant avec ceux que cite Hope Seyler pour les pourcentages d'hémoglobine, (c'est-à-dire de 12 gr., 0 à 14 gr., 50), qu'avec encore les numérations de Worm Muller (**1877**); tandis qu'au contraire les résultats obtenus par Preyer (**1871**) et par Subbotin (**1871**), sont notablement plus faibles.

Hénocque (**1895**), indique le chiffre de 14 gr., 50 d'hémoglobine pour 100 chez le Chien, comme normale moyenne.

Or, d'un grand nombre de dosages personnels, nous concluons que le chiffre de cet auteur serait un peu trop fort, tandis que celui de Landois, également précité, serait trop faible.

Nous, donnons pour le Chien le chiffre de 12 °/₀ comme résultant de notre moyenne générale.

Dans le sang de Bœuf, il existe, dans la littérature scientifique, des écarts analogues quant à la proportion de l'hémoglobine.

Pelouze trouve de 11 gr., 43 à 13 gr., 02 °/₀.

Preyer (**1871**) indique 13 gr., 65 ; Lambling (**1895**) cite le chiffre de 12 gr., 39; Landois (**1892**), d'après Muller, donne seulement 9 gr., 9 ; enfin Hénocque (**1895**) oscille entre 8 gr. et 10 gr., 42 °/₀.

Le sang de Mouton a donné 11 gr., 20 de matière colorante pour 100 d'après les dosages colorimétriques de Preyer (**1871**) ; 11 gr., 20 °/₀ pour Pelouze (dosage par le fer) ; et 10 gr., 30 °/₀ d'après Landois citant toujours Muller.

Les résultats moyens obtenus avec le sang de Cheval ont été de 11 gr., 62 °/₀ d'après Nasse, 11 gr., 60 d'après Simon, et 13 gr., 10 d'après Landois.

Le sang de Porc paraît plus riche : 14 gr., 36 °/₀, a dit Preyer (**1871**) ; de 12 gr., 05 à 14 gr., 15 °/₀. a écrit Pelouze (**1871**).

Pour le Lapin, nous possédons, outre la détermination déjà ancienne de Subbotin (**1871**) qui indique de 7 gr. à 9 gr., 5 °/₀ de

pigment, les résultats de J. Otto (**1885**) qui, à l'aide du spectrophotomètre de Hufner, a trouvé chez le mâle de 9 gr., 43 à 10 gr., 53 d'hémoglobine pour 100 cc. de sang, et ceux non moins sérieux d'Hénocque qui a indiqué les chiffres de 7 gr. 0, 8 gr., 9 gr. et 12 gr. %.

D'après Hénocque (**1895**), le sang de Cobaye renferme 14 gr. % d'hémoglobine.

Le même auteur donne les chiffres de 14 gr., 13 gr. et enfin 10 gr. seulement % d'hémoglobine pour le sang de Singe.

Le sang d'Oie contient d'après Pelouze (**1871**) de 8 gr., 26 à 8 gr., 76 % de pigment ; d'après Nasse ce serait 13 gr., 53 % ; enfin pour Hoppe-Seyler, il n'y aurait plus que 8 gr., 9 % d'hémoglobine.

Chez le Canard, Pelouze (**1871**), a trouvé de 8 gr., 10 à 8 gr., 20 % de matière colorante.

Le sang du Pigeon, d'après Subbotin (**1871**), contiendrait de 7 gr., 31 à 14 gr., 55 % d'hémoglobine ; tandis qu'Hénocque (**1895**), donne un chiffre sensiblement moyen et unique de 11 gr., 5 %.

Le chiffre d'hémoglobine le plus élevé constaté chez les animaux a été fourni par le Moineau, 17 % d'après Muller.

Les Poissons (Hénocque **1895**) renferment dans leur sang de 6 gr. à 8 gr. % de pigment respiratoire.

Chez le *Scyllium* en particulier, et chez les Sélaciens en général, nous avons obtenu le résultat moyen de 4 gr. à 5 gr. %.

La Grenouille présente un chiffre de 8 gr. %, dit Hénocque, (**1895**), comme hémoglobine.

Et le Lézard (Hénocque **1895**) varie de 7 gr. % en l'état d'hibernation à 13 gr. % au mois d'août, en tant que pigment sanguin.

Tels sont, dans leur ensemble, les chiffres qu'indiquent les différents auteurs, quant à la teneur centésimale du sang en hémoglobine dans la série animale ; notons toutefois que nous n'avons trouvé aucun chiffre se rapportant au même pigment chez les Annélides.

Mais d'un grand nombre d'examens pratiqués par nous, il résulte

que cette matière colorante est des plus faible dans ce groupe zoologique, étant inférieure à 4 %.

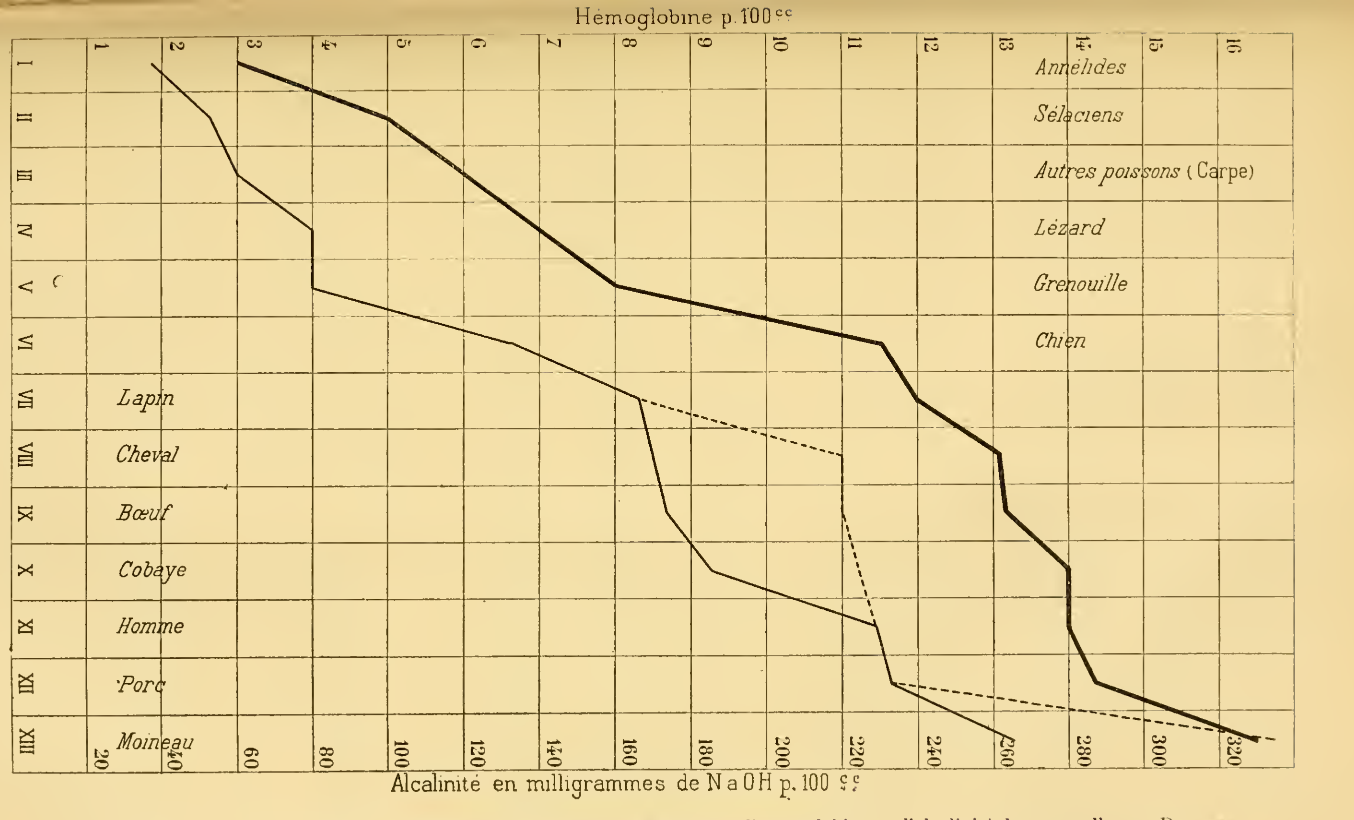
L'hématoscope d'Hénocque ne pouvant indiquer, vu son échelle, les doses inférieures à ce chiffre, ce n'est donc qu'approximativement, et en faisant descendre la fente du spectroscope au-dessous de la graduation usuelle, que, par une évaluation empirique, nous donnons en ce cas le chiffre 3 % pour la docimasie centésimale de hémoglobine du sang des Annélides, de l'*Arenicola* en particulier.

Si, maintenant, on groupe les résultats précédents dans l'ordre croissant des quantités d'hémoglobine, on en déduira facilement le parallélisme presque absolu existant entre les proportions centésimales du sang en pigment et l'alcalinité apparente du même liquide physiologique.

Un coup d'œil jeté sur le tableau et sur le graphique ci-après, prouve aisément cette assertion :

ANIMAUX		Alcanité apparente du sang total	Hémoglobine
I.	Annélides	38mmgr de NaOH.	3,00 %
II.	Sélaciens	52	5,00
III.	Autres Poissons (Carpe)	65	6,00
IV.	Lézard	70	7,00
V.	Grenouille	70	8,00
VI.	Chien	133	11,50
VII.	Lapin	160	12,00
VIII.	Cheval	220 (Drouin)	13,10
IX.	Bœuf	173	13,20
—	id.	220 (Drouin)	—
X.	Cobaye	186	14,00
—	id.	222 (Drouin)	—
XI.	Homme	228	14,00
XII.	Porc	231	14,36
XIII.	Moineau	266 330 (Drouin)	16,50

Et, cette comparaison se peut poursuivre d'une façon indirecte chez les Invertébrés qui ne possèdent point d'hémoglobine.



Le graphique ci-contre est destiné à montrer le parallélisme existant entre l'hémoglobine et l'alcalinité du sang telle que Drouin ---- ou nous l'avons trouvée. Il met en évidence le fait que si les chiffres absolus ne sont pas les mêmes, les rapports restent constants

Chez eux, en effet, l'hémocyanine, pigment à faible pouvoir respiratoire, correspond à une richesse en matière colorante plus faible encore que chez les Poissons de mer ; aussi y trouve-t-on une alcalinité du « milieu intérieur » encore moindre que dans ce dernier groupe.

La quantité à peu près fixe d'hémocyanine, indiquée par la teneur à peu près constante en cuivre des diverses hémolymphes, explique le titre alcalimétrique également à peu près constant, offert par les divers Invertébrés.

De cette étude comparative dans la série animale de l'alcalinité apparente du « milieu intérieur » et de la richesse des sangs ou hémolymphes en hémoglobine ou en hémocyanine, nous devons donc conclure qu'il existe un parallélisme certain entre l'alcalinité du sang et sa richesse en principe pigmentaire à but respiratoire.

C'est là une autre façon d'exprimer le fait que l'alcalinité du sang est fonction de l'activité respiratoire, comme nous l'avions fait pressentir plus haut.

Cette loi, énoncée pour la série, se trouve vérifiée encore, ainsi que nous allons maintenant le montrer, en faisant varier les diverses conditions physiologiques d'un individu, ou en étudiant aussi les différents états pathologiques qu'il peut avoir à subir.

CHAPITRE VIII

Alcalinité apparente et pigments respiratoires du sang dans les diverses conditions physiologiques et pathologiques.

Nous ne reviendrons pas sur l'influence du milieu aquatique. Nous avons montré, à propos des Poissons et des Invertébrés marins, combien il diminuait les échanges organiques, la quantité de pigment et, parallèlement, l'alcalinité du milieu intérieur.

La comparaison, que nous avons établie entre la Tortue d'eau et la Tortue terrestre, au point de vue de l'alcalinité sanguine, nous a

été des plus précieuse pour cette démonstration, puisque le titre alcalimétrique de la première n'est égal qu'à environ le tiers de celui de la seconde.

Ajoutons que, parallèlement, les titres hémoglobiniques des mêmes sangs sont 6 °/₀ et 18 °/₀.

Disons aussi que la réaction de la formaldoxine effectuée sur sur l'hémolymphe des Gastéropodes marins, du Buccin en particulier, nous a montré, par la méthode colorimétrique, que le sang des Invertébrés marins renfermait notablement moins de cuivre et par conséquent moins d'hémocyanine que celui de l'*Hélix*, pris pour type des Invertébrés terrestres, et dont l'alcalinité est d'ailleurs beaucoup plus forte : 40 mmgr. °/₀ cc. avec le premier, 66 mmgr. °/₀ avec le second.

La taille des animaux est aussi un facteur intéressant dans le même sens.

Ch. Richet (**1893**) a, on le sait, établi la loi suivante : « La quantité des combustions est chez les divers individus de la même espèce, toutes conditions égales d'ailleurs, proportionnelle à l'étendue de la surface tégumentaire. »

Les écarts constatés dans les titrages alcalimétriques que nous avons faits du sang de Chien peuvent être imputés vraisemblablement aux différentes tailles des animaux ayant servi à nos expériences ; nous ne pouvons cependant affirmer le fait, n'ayant point tenu compte de ce facteur.

Mais dans nos observations sur les Oiseaux, cette influence se dégage de la manière la plus nette.

Alors que l'Oie ou la Poule ne brûlent que 750 cc., ou même 500cc. d'oxygène par kilogramme et par heure, le Moineau, le Verdier, le Bec-croisé, tous oiseaux de petit volume, donc à surface tégumentaire exagérée relativement, dépensent dans le même temps 6,650 cc. 7,000 et jusqu'à 7,900 cc. dudit oxygène, en présentant des titres hémo-alcalimétriques respectifs de 200 mmgr. pour le premier groupe et de 333 mmgr. pour le dernier (Jeffries, **1889**).

Si nous examinons maintenant les chiffres hémo-alcalimétriques se rapportant aux différents âges, nous voyons (Drouin, **1892**, p. 82), (Jaksch, **1888**), que l'alcalinité du sang est plus faible chez les *enfants* et les *vieillards* que chez les *adultes*.

Bérend et Preisich (**1895**) indiquent une alcalinité très forte aussitôt après la naissance : elle resterait identique pendant les six premiers mois de la vie, puis diminuerait rapidement pour devenir minimum vers la troisième année. L'alcalinité augmenterait ensuite lentement pour arriver vers 16 ans, c'est-à-dire à la puberté, égale à celle de l'adulte.

Andral et Gavarret (**1843**) ont déterminé chez l'homme les changements subis avec l'âge par l'intensité des combustions respiratoires; et ils donnent les chiffres suivants comme mesure de la production d'acide carbonique aux différentes périodes de la vie :

15 litres	à l'heure	pour les	enfants	de 12 à 16 ans.
20	»	»	» adolescents	de 17 à 19 ans.
22	»	»	» adultes	de 25 à 32 ans.
15	»	»	» vieillards	de 63 à 92 ans.

Le sang du *nouveau-né* est le plus riche en hémoglobine, mais jusqu'à la dixième semaine. Elle décroît ensuite, puis augmente de nouveau et présente un premier maximum entre 6 mois et 5 ans. Elle atteint un second maximum de 25 à 45 ans; puis elle baisse de nouveau (Landois, **1893**, p. 37).

A partir de la dixième année le sang de la *femme* est plus pauvre en hémoglobine que celui de l'homme. Les résultats obtenus par les différents auteurs sont concordants sous ce rapport.

Becquerel et Rodier (**1844**) évaluent à 11 gr., 57 °/₀ l'hémoglobine de la femme, au lieu de 12 gr., 09 °/₀ qu'ils donnent pour l'homme.

Preyer (**1871**) parle de 12 gr., 63 °/₀ pour la femme et de 13 gr., 68 °/₀ chez l'homme, etc., etc.

J. Otto (**1885**) n'indique également que les chiffres de 12 gr., 06

à 14 gr., 98 % d'hémoglobine dans le sang du Chien chez les femelles, alors qu'il attribue aux mâles des dosages variant entre 12 gr., 17 % et 15 gr., 98 %.

Les observations du même auteur sur les Lapins offrent une concordance analogue : hémoglobine = 7 gr., 89 % chez les femelles et 9 gr., 13 % chez les individus mâles.

« Les résultats obtenus, dit Laulanié (**1900**), par Andral et Gavarret semblent établir que chez l'homme l'intensité des combustions excède la mesure qu'elle atteint chez la femme. L'influence du sexe se manifesterait également chez les animaux, car Samson (**1878-1879**) a constaté sur un taureau de deux ans une excrétion de CO^2 deux fois plus abondante que chez l'ensemble des femelles de la même espèce étudiée par l'auteur. »

On ne sera donc ainsi pas surpris de trouver l'alcalinité du sang constamment plus élevée chez l'homme que chez la femme. (Peiper, **1889**, p. 342 ; Drouin, **1892** p. 82).

Ce dernier expérimentateur indique en particulier, comme moyenne de 7 titrages d'alcalinité du sérum faites sur des hommes, le chiffre de 0 gr., 335 de NaOH pour 1/2 cc. de sérum, et comme moyenne de 3 titrages opérés sur des femmes 0 gr., 284 en NaOH pour le même volume de 1/2 cc. de sérum.

Le parallélisme est donc des plus net entre l'alcalinité du sang et la quantité de pigment, si l'on envisage les conditions que font subir à ces deux éléments tant l'âge que le sexe des individus.

Sous l'influence du jeûne les échanges respiratoires subissent une diminution marquée.

Alors que par kilogramme et par heure, l'Homme dégage 0 gr., 65 d'acide carbonique d'une façon normale, pendant une période de jeûne il n'élimine plus que 0 gr., 50.

Le quotient respiratoire $\frac{CO^2}{O}$ durant l'alimentation était de 0.84 : durant le jeûne il a baissé et n'est plus que 0.78. Ce sont là les conclusions de Hanriot et Richet (**1893**, p. 527).

La diminution de la production de CO^2 est donc de 14 % dans ces expériences; et ce sont des chiffres analogues que donnent aussi Speck (**1871**), Jolyet, Bergonié, et Sigalas (**1887**).

D'après Boussingault, cité par Laulanié, (**1900**, p. 372) la diminution serait beaucoup plus forte encore, de 50 % chez la Tourterelle.

Pour Vierordt (**1843**) et Scharling au contraire, elle n'atteindrait chez l'Homme que 0,142, soit encore la même proportion que les auteurs précités.

Pendant le jeûne, l'alcalinité du sang diminue également.

Drouin (**1897**, p. 84) dit : « Le chiffre de l'alcalinité du sérum de Rats ayant jeûné trois jours est de près de la moitié plus faible que celle du sérum de Rats normaux ».

Nous avons expérimenté personnellement sur des Lapins, lesquels nous avons privés de tout aliment durant plus de douze jours; et alors que l'alcalinité de leur sang total était de 166 mmgr. de NaOH p. 100 cc. au début, elle était tombée à 135 mmgr. environ et seulement au bout de ce temps de jeûne.

Nous avons également soumis au jeûne, mais pendant un temps beaucoup plus long, 35 jours, des Grenouilles; leur titre alcalimétrique qui était normalement de 70 mmgr. était alors devenu inférieur à 50 mmgr.

Les résultats ont été analogues dans le cas d'Invertébrés.

Nous avons isolé dans un bac, où l'eau de mer constamment renouvelée n'arrivait qu'après avoir été tamisée sur un linge très fin, plusieurs *Carcinus mœnas*, Crabes très carnivores.

Nous obtenions ainsi une eau très oxygénée et privée de toute particule alimentaire. Au bout de 18 jours, l'alcalinité de leur hémolymphe étant devenue égale à 38 mmgr. de NaOH par 100 cc., alors qu'elle concordait primitivement avec un titre de 40 mmgr.

Par contre, tous les auteurs sont d'accord pour constater une augmentation du titre hémo-alcalimétrique pendant les périodes de digestion.

L'alimentation, qu'elle soit carnivore, herbivore ou mixte, élève le titre alcalimétrique du sang.

Rumpf (**1890**), constate qu'après le repas de midi il a toujours obtenu la neutralisation du sang des individus normaux par le mélange VI de Landois, alors que le matin en particulier il la réalisait avec le mélange V.

Mya et Tassinari (**1886**), font observer que le chiffre hémo-alcalimétrique le plus élevé qu'ils aient obtenu se rapporte à un sujet robuste examiné après un repas copieux.

Canard (**1878**), conclut aussi de l'ensemble de ses titrages que le sang est moins alcalin à jeun qu'après le repas.

Sticker et Curt-Hübner (**1887**), dans un intéressant travail sur les corrélations des sécrétions avec les excrétions dans l'organisme, disent que la réaction alcaline du sang augmente notablement d'intensité lorsque la digestion gastrique atteint son maximum.

Peiper (**1889**), a examiné le sang de six individus avant et après le repas de midi. Dans deux cas, le sang analysé deux heures et demie après le repas possédait la même alcalinité qu'auparavant. Mais, dans les quatre autres cas, le sang étudié trois quarts d'heure après le repas n'était plus saturé que par le mélange VI de Landois, tandis qu'avant le repas le sang correspondait encore comme alcalinité au mélange V.

Ces expériences donnent à penser que dans les premières phases de la digestion (nous voulons dire, digestion gastrique), l'alcalinité du sang augmente pour revenir bientôt (pendant la digestion intestinale) au chiffre qu'elle atteignait à jeun.

Dario Baldi (**1885**), reconnut qu'il lui fallait pour neutraliser un certain volume de sérum d'un animal en pleine digestion une quantité d'acide souvent double de celle qui suffisait avant le repas.

Drouin (**1892**, p. 86), auquel nous empruntons les détails bibliographiques qui précèdent, a observé chez un gros Chat le sang artériel et le sang veineux à jeun et après un repas composé de 140 grammes de poumon de veau ; et il a trouvé :

A jeun :

p. 100 cc. de sang de la veine fémorale = 119 mmgr., 98 en NaOH.
— — artère — = 147 mmgr., 85 —

Après le repas :

p. 100 cc. de sang de la veine fémorale = 124 mmgr., 44 en NaOH.
— — artère — = 154 mmgr., 34 —

Fodera et Ragona (**1898**, p. 40) font remarquer que jusqu'à Cohnstein (**1892**) on n'a pas assez insisté sur les changements de l'alcalinité sanguine qui ont pour base la diversité de nourriture.

« Cohnstein, disent-ils, est arrivé à la conclusion qu'en supprimant ou en limitant les repas riches en azote, on parvient à rendre les Carnivores si semblables aux Herbivores que les variations de l'alcalescence deviennent considérables par l'action du travail ».

Drouin (**1892**, p. 92), cependant, avait déjà étudié l'influence du régime alimentaire.

Dans le but de préciser l'influence que la nature même des aliments pouvait exercer sur les variations hémo-alcalimétriques, il avait soumis un certain nombre de Rats blancs, animaux omnivores, les uns au régime exclusif de la viande, les autres au régime des légumes seulement, les derniers à un régime mixte : ces derniers étant considérés comme représentant l'état normal.

Dans chacune de ces séries le régime déterminé a été suivi sans interruption pendant une, deux et même trois semaines.

Au bout du temps fixé par lui chaque animal était égorgé.

Des chiffres obtenus par Drouin dans ces expériences il résulte que l'effet du régime carnivore sur la réaction alcaline du sérum a été à peu près nul, et qu'avec le régime herbivore la réaction alcaline à légèrement fléchi.

Drouin fait remarquer que ce résultat est contraire à celui que l'on pouvait attendre ; et il conclut que le Rat, tout omnivore qu'il soit, ne s'accomode pas d'un régime exclusivement herbivore et que les troubles généraux qu'un pareil régime peut provoquer en lui

suffisent pour masquer entièrement l'effet des sels organiques alcalins qu'il absorbe.

Fodera et Ragona (**1898**), expérimentant non sur un animal omnivore, mais sur le Lapin, herbivore, sont arrivés à des conclusions plus intéressantes :

« Chez les Lapins, disent-ils, l'urine, alcaline avec le régime de verdure, devient acide quand les animaux sont soumis à un régime de son ».

Partant de cette observation, ces auteurs disent qu'une modification dans le même sens devrait se produire relativement à l'alcalescence du sang; et leurs expériences directes ont pleinement confirmé leurs vues théoriques.

Expérience VI. — Lapin de 1 kg., 400. Nourriture exclusive en verdure. Urines fortement alcalines. Moyenne de quatre déterminations hémo-alcalimétriques = 14 cc, 5 de solution d'acide tartrique pour 5 cc. de mélange sanguin, soit 290 cc. pour 100 cc. de sang.

Expérience XI. — Lapin de 1 kg., 370. Nourriture exclusive de son depuis 10 jours. Urines fortement acides. Moyenne de quatre déterminations hémo-alcalimétriques = 12 cc, 0 de la solution d'acide tartrique pour 5 cc. du mélange sanguin, soit 240 cc. pour 100 cc. de sang.

Il résulte de ces expériences que l'alcalescence du sang des Lapins varie avec la *nourriture*, puisqu'avec le régime de verdure elle est notablement plus forte qu'avec le régime du son.

Nous ne suivrons pas Fodera et Ragona dans l'étude de l'influence des alcalis et des acides, nous réservant de le faire dans un chapitre ultérieur.

Mais, si nous avons signalé les modifications que la digestion et le régime alimentaire font subir à l'alcalinité du sang, c'est que nous voulons mettre en regard les modifications parallèles qui se produisent dans la quantité du pigment du torrent sanguin et dans les échanges respiratoires.

Hanriot et Richet (**1893**), ont constaté une quantité d'acide car-

bonique plus considérable pendant la digestion ; alors que normalement l'élimination de $CO^2 = 0$ gr., 65 par kilogramme et par heure chez l'Homme, pendant cette période de digestion on trouve $CO^2 =$ 3 gr., 30, avec augmentation notable aussi de la ventilation et du quotient respiratoire.

En ce qui concerne la nature de l'alimentation, Regnault et Reiset (**1849**) ont montré que chez les Carnivores le quotient respiratoire est plus faible que chez les Herbivores, c'est-à-dire que pour une même quantité d'oxygène consommée les premiers exhalent moins d'acide carbonique que les seconds.

Alors que pendant la durée de vingt-quatre heures, chez l'Homme soumis à un *régime riche en azote*, le poids CO^2 dégagé est de 100 gr., chez l'Homme dont l'alimentation est exempte d'azote, CO^2 dégagé devient égal à 83 gr. seulement.

Richet et Hanriot (**1888**) donnent le tableau suivant dont la lecture est des plus instructive à cet égard :

Alimentation avec de la viande :		Coefficient	respiratoire	= 0.73
—	du lard :	—	—	= 0,73
—	du jaune d'œuf :	—	—	= 0,76
—	des pommes de terre ;	—	—	= 0.93
—	du glucose :	—	—	= 1,03

Donc parallélisme des plus net entre les variations de l'alcalinité du sang et celle de l'activité respiratoire.

Mais comment varie l'hémoglobine sous l'influence de l'alimentation ?

Évidemment le chiffre en est plus élevé que pendant le jeûne puisque l'on a vu que précisément elle diminuait pendant cette période relativement à la normale, et que la normale comprend les conditions alimentaires usuelles.

Toutefois, contrairement à ce que l'on aurait pu attendre, le chiffre du pigment se trouve plus élevé chez les Carnivores que chez les Herbivores.

Subbotin (**1871**), par exemple, a trouvé chez des Chiens nourris de

viande une moyenne de 13 gr., 75 % en hémoglobine dans le sang, et chez d'autres Chiens nourris de graisse et d'amidon seulement une moyenne de 11 gr., 05 % après 26 jours d'expérimentation.

On se demande alors pourquoi les Herbivores, qui offrent une activité respiratoire plus élevée que les Carnivores, accusent une quantité d'hémoglobine dans le sang inférieure à celle de leurs congénères moins bien partagés au point de vue de l'intensité des échanges.

Les raisons nous en paraissent très simples :

1° L'augmentation de l'hémoglobine sous l'influence d'une alimentation carnée tient tout d'abord à la quantité considérable de fer que renferme cette alimentation spéciale, quantité considérable de fer que l'animal qui l'ingère transforme en pigment :

2° On sait que la tension artérielle s'exagère notablement à la suite d'une nourriture exclusivement végétale par suite de la quantité très élevée d'eau introduite *ipso facto* dans le torrent circulatoire, quantité d'eau beaucoup plus forte qu'avec le régime carné. Dans les conditions, chez les Herbivores, ou chez les Carnivores soumis expérimentalement au régime des Herbivores, il y a donc grande dilution du sang et par suite, pour un même volume de sang, diminution relative du pigment; d'où apparente diminution du pourcentage de l'hémoglobine dans ces conditions alimentaires particulières, réelles ou expérimentales.

Malgré cela, il ne s'agit pas dans le fait d'une exception puisque l'alcalinité du sang et l'activité respiratoire varient dans le même sens.

Ainsi que Lavoisier l'avait fait remarquer, le *travail musculaire* détermine une forte augmentation de la production de CO^2 respiratoire.

Cependant, comme le dit Ch. Richet (**1887**), il faut distinguer entre un travail modéré et un travail fort.

En effet, si le travail est modéré et faible, les proportions centésimales des gaz de l'air expiré restent les mêmes et parfois tendent à diminuer ; au contraire elles s'élèvent quand le travail est fort.

Richet donne un grand nombre de chiffres résultant de ses expé-

riences ; nous en grouperons ci-dessous quelques uns à titre documentaire :

EXPÉRIENCES	Proportions centésimales de CO^2 en volume		
Repos	3,5		
Travail fort	4,6		
Repos	3,7	3,0	3,4
Travail modéré	3,5	3,2	3,4
Travail fort	4,3	4,3	3,9

Puis, cet auteur s'exprime ainsi dans ses conclusions :

Le travail musculaire est de toutes conditions physiologiques celle qui modifie le plus les échanges respiratoires.

Les chiffres peuvent être doublés, triplés dans un travail énergique. Ce qui croît le plus c'est la quantité de CO^2 excrété.

L'O absorbé croît aussi, mais un peu moins.

Avec un travail faible, la ventilation compense exactement l'excès dans la production de CO^2; tandis qu'avec un travail fort, la ventilation est insuffisante et la proportion centésimale de CO^2 expiré devient plus forte qu'à l'état normal.

Loewy (**1891**) a également constaté à l'aide de l'ergostat que, pendant un travail modéré, les combustions se font comme pendant le repos.

Toutefois, les conditions qui précèdent ont évidemment trait à un travail exécuté dans les conditions habituelles, c'est-à-dire sans entraînement préalable.

Lagrange (**1891**) a montré, au contraire, que l'entraînement avait pour effet premier de modifier la ventilation et de rendre celle-ci suffisante durant l'exécution d'un travail même violent.

Nous ne possédons malheureusement pas de données directes, relatives aux variations de l'alcalinité du sang dans le cas d'entraînement.

Mais des recherches nombreuses ayant trait aux variations de l'acidité urinaire ont été faites par E. GAUTRELET qui les a consignées en particulier dans sa thèse (**1900**), et il a vu l'acidité urinaire qui, normalement, était de 3 gr., 85 pour un sujet et par vingt-quatre heures (acidité exprimée en PO^5) s'élever à 9 gr., 05 après un travail excessif de deux heures d'aviron sans entraînement préalable, alors que, pour un autre sujet, qui venait d'être soumis à un entraînement méthodique, la même acidité urinaire s'était abaissée à 0 gr., 73 après un travail identique à celui du premier individu.

L'entraînement méthodique a donc eu pour effet d'augmenter l'alcalinité de l'urine ; et, étant donné les rapports existant entre l'alcalinité du sang et celle du liquide urinaire, il est permis de conclure que l'examen direct du sang au point de vue alcalimétrique eut donné une modification dans le même sens.

Les distinctions établies par RICHET quant à la plus ou moins grande proportion du travail effectué expliquent les divergences constatées par les auteurs dans les titrages alcalimétriques du sang, relativement à l'influence du travail.

DROUIN (**1892**), par exemple, plaçait des Rats préalablement soumis à un régime alimentaire mixte dans un grad tambour monté sur un axe horizontal et mis en rotation par un moteur à eau ; les animaux étaient ainsi obligés de courir en sens inverse du mouvement de l'appareil ; et il les laissa ainsi travailler pendant six heures environ.

Il obtient ainsi les résultats suivants :

Alors que quatre animaux témoins lui avaient fourni un chiffre moyen de l'alcalinité du sang total égal à 244 mmgr., 47 de NaOH °/₀ :

OBSERVATIONS	Sang total en NaOH par 100 cc	SÉRUM PAR 1/2 CC.
Nos 129	276,06	0,2489
132	254,58	0,2986
137	229,30	0.1256
138	229,30	0,2407
139	236,10	0,1126

c'est-à-dire que l'alcalinité du sérum ayant diminué de près de moitié, l'alcalinité du sang total fournit une atténuation moins nette, mais réelle cependant.

De son côté, Peiper (**1889**, p. 343), a constaté, à l'aide de la méthode de Landois, que le sang des Grenouilles et des Lapins tétanisés par la strychnine ne présentait plus qu'une alcalinité de beaucoup inférieure à la normale.

Peiper cite également, dans le même travail, le cas de deux Hommes ayant fourni une marche de neuf heures et demie et dont la neutralisation du sang était obtenue avec le mélange V de Landois, alors qu'auparavant il fallait le mélange VI.

Sticker et Hübner (**1887**), disent enfin que l'augmentation de l'alcalinité du sang comme conséquence d'un repas est beaucoup moins nette dans le cas où l'individu se livre à un travail intense.

Cohnstein (**1892**), de son côté, a constaté que l'alcalinité du sang diminuait avec le travail musculaire, et que durant le travail on obtenait un minimum chez les Carnivores ; et cette constatation est encore signalée par Tausk (**1895**) et par Rigler (**1901**).

Nous pouvons ainsi traduire les rapports entre l'alcalinité du sang et le travail dans les diverses conditions :

Travail sans entraînement et exagéré : Ventilation insuffisante, alcalinité du sang diminuée ;

Travail après entraînement et faible : Ventilation suffisante, alcalinité du sang non modifiée ;

Travail après entraînement et énergique : Ventilation suffisante, alcalinité du sang augmentée.

Nous ne discuterons pas ici ces résultats ; nous le ferons, ainsi que pour les autres, dans le chapitre suivant.

Le *sommeil* et la *léthargie* sont deux états qui, au point de vue physiologique, ont beaucoup de ressemblances.

Le sommeil diminue considérablement l'excrétion de l'acide carbonique.

Un Homme éliminant le jour 427 gr. de CO^2 n'en rejette plus pendant la nuit que 312 gr.

Scharling dit que pendant le sommeil, d'une façon générale, la consommation d'oxygène et l'élimination de l'acide carbonique diminuent d'un quart environ.

Cette diminution nocturne de l'excrétion pulmonaire de CO^2 dépend seulement du repos musculaire (Rübner, **1887**, Lœwy, **1891**).

Pendant l'hibernation, période où les animaux ne prennent aucune nourriture, où les mouvements respiratoires sont suspendus et où les échanges gazeux ne sont plus entretenus que par la diffusion dans les poumons de l'air ambiant ainsi que par le mouvement cardio-pneumatique, l'élimination de CO^2 est réduite à $^1/_{15}$ de celle qui existait à l'état de veille.

Hanriot et Richet (**1893**) ont publié également des faits constatant une diminution des échanges gazeux aussi bien dans le sommeil que dans l'hibernation ou encore dans la léthargie hystérique.

Raphael Dubois (**1889**) a étudié le mécanisme du réveil des animaux hibernants et a mis en évidence que celui-ci s'accompagnait d'une augmentation progressive de la température centrale, que la circulation s'accélérait en même temps que les mouvements respiratoires étaient produits au minimum pendant la léthargie.

Au ralentissement des échanges correspond un titre hémoglobinique plus faible; donc :

Diminution parallèle de l'hémoglobine dans le sang ;

Diminution parallèle aussi de l'alcalinité.

Nous avons fait porter nos expériences sur les variations de l'alcalinité de l'hémolymphe de l'Escargot.

Celui-ci, on le sait, obture sa coquille à l'approche de l'hiver à l'aide de l'épiphragme, production calcaire ; et, durant la saison froide, il réduit ses échanges au minimum.

Nous avons donc examiné le titre alcalimétrique de ces animaux avant leur léthargie, et durant cet état à des intervalles très rapprochés.

Le 15 octobre, le titre alcalin moyen d'un grand nombre d'*Hélix* examinés est de 54 mmgr. de NaOH par 100 cc.

Le 18 octobre, le titrage porte sur un lot d'Escargots, largement ouverts, actifs, sans ébauche d'épiphragme. mais n'ayant rien mangé depuis quatre jours au moins.

Le titre alcalimétrique est alors trouvé de 44 mmgr., 4.

Le 25 octobre, titrages opérés sur des Escargots présentant une ébauche d'épiphragme : titre alcalimétrique = 43 mmgr., 96.

Le 5 novembre : Les épiphragmes sont bien formés : on a pour titre alcalimétrique seulement 35 mmgr., 97.

Le 17 novembre : Une série de titrages sur le même lot d'Escargots donne comme résultat moyen un chiffre plus bas encore = 30 mmgr.

Le 28 novembre, enfin, le titre alcalimétrique d'*Hélix* de même provenance remonte à 43 mmgr., 96 ; et, à partir de cette date, il demeure constant durant les mois de décembre et de janvier où nous pratiquons des titrages hebdomanaires.

Le titre alcalin de l'hémolymphe de l'Escargot a donc passé par un minimum.

Pourquoi ?

Il y a tout lieu de croire que ce minimum est atteint lors de la formation complète de l'épiphragme ; outre l'influence du jeûne, il y a nécessité de moindre alcalinité du milieu, comme cela a lieu lors de la formation du système osseux chez les Vertébrés.

Quoiqu'il en soit, aux chiffres alcalimétriques abaissés durant l'hibernation correspondent des quantités de pigment inférieures pendant ce laps de temps.

La réaction de la formaldoxine accusait une proportion d'hémocyanine beaucoup moindre en hiver que celle constatée en été.

C'est d'ailleurs à un résultat analogue que Dhéré (**1900**) est arrivé. Alors que 1000 cc. de sang frais d'*Hélix* contenaient de 11 à 12 milligrammes de cuivre au mois de mai, quand l'animal était éveillé, il n'en renfermait plus que de 7 à 7,5 environ pendant l'hibernation.

Les modifications apportées dans l'intensité respiratoire par les diverses variations d'ordre physiologique se retrouvent dans l'observation de la courbe journalière. Vierordt (**1845**) a exprimé par le nombre des respirations par minute les variations des échanges. Alors qu'à dix heures le matin, le chiffre des mouvements respiratoires n'est que de 11, à midi, il devient égal à 11,5 ; il passe par un maximum à 2 heures = 13, pour décroître régulièrement ensuite.

Cette courbe correspond à celle qui résulte des chiffres alcalimétriques donnés par Jeffries (**1889**) étudiant les variations de l'alcalinité du sang total aux différentes heures de la journée chez un sujet menant une vie moyennement active. La moyenne au lever étant de 155 mmgr. de soude pour 100 cc., elle devenait de 189 mmgr. entre 9 et 11 heures, et s'élevait à 191 mmg., vers deux heures de l'après-midi.

Le parallélisme entre l'alcalinité et l'activité des échanges se continue si l'on examine l'influence du parasitisme.

En collaboration avec L. Bruntz (**1902**), nous avons eu l'occasion de faire l'étude comparée des liquides organiques de la Sacculine et du Crabe.

La Sacculine, on le sait, est un Arthropode très dégradé, vivant en parasite sur le Crabe, et dont la biologie fort curieuse a été magistralement étudiée et mise en lumière par Yves Delage (**1884**).

Ayant fait des titrages comparatifs de l'alcalinité de l'hémolymphe du Crabe et du liquide interne de la Sacculine, nous avons trouvé 66 mmgr., 6 comme titre alcalimétrique du premier et seulement 51 mmgr. comme dosage de l'alcali de la seconde.

Quoique le premier chiffre soit un peu fort, ainsi que l'on peut en juger d'après le tableau donné précédemment, le rapport reste évidemment le même, et l'on peut constater nettement l'alcalinité inférieure du liquide du parasite vis-à-vis du sang de son hôte.

Nous pouvions, d'ailleurs, nous attendre à un semblable résultat : le parasitisme ayant pour effet de diminuer les échanges, l'activité se trouve réduite chez le parasite à son minimum, donc, chez lui,

comme chez les sédentaires, une faible alcalinité des humeurs était à prévoir puisque encore l'alcalinité respiratoire y est des plus faibles.

L'accouchement, dit Jacob (**1889**) a pour effet de diminuer l'alcalinité du sang. Nous pouvons le comparer a un travail énergique et n'avons donc pas été surpris du résultat obtenu par l'auteur.

Au même point de vue, dans ce sens, Preyer (**1871**) évalue la quantité d'hémoglobine pendant la grossesse aux chiffres de 9 à 11 °/₀; et Charrin et Guillemonat (**1901**) constatent que durant la gestation l'alcalinité du sang diminue, contrairement à l'opinion formulée par Jacob [1].

Passons maintenant et rapidement en revue quelques états pathologiques.

La fièvre est l'état pathologique où le sens de la variation de l'alcalinité du sang est le plus controversé.

Lœwy (**1894**), ainsi d'ailleurs que Limbeck et Steindler (**1895**), citent un assez grand nombre de cas de maladies avec fièvre et augmentation de l'alcalinité du sang ; cela à la grande surprise de Rigler (**1901**) qui, de même que Jaksch (**1888**), Peiper (**1889**), Drouin (**1892**), Desseyre (**1898**), Klemperer et Kraus (**1890**), Geppert (**1880**), a toujours constaté une diminution de l'alcalinité du sang avec le processus fébrile, diminution allant de 250-230 mmgr., à 40 mmgr. °/₀.

On sait maintenant, après les recherches de C. van Noorden (**1893**) en particulier, que si l'on défalque l'augmentation des combustions provenant de l'accélération des mouvements respiratoires et cardiaques, si l'on tient compte de l'influence exercée par la température elle-même sur ces combustions, on arrive à constater que les combustions intra-organiques sont haussées au plus de 5 à 10 °/₀ par rapport à l'état normal dans la fièvre.

Si, d'autre part, on considère que les oxydations sont augmentées de 20 à 25 °/₀ lorsqu'on passe de l'état de repos à l'état d'activité que comportent les actes de la vie courante, on en arrive à conclure

[1] Cité par Drouin (**1892**, p. 100).

que chez les fébricitants il se produit une quantité de chaleur bien inférieure à celle que présente un adulte dans la vie ordinaire, et conséquemment que les causes de la consomption fébrile doivent être cherchées ailleurs que dans l'augmentation des combustions intra-organiques.

Nous nous expliquons donc pourquoi les auteurs dans la majorité des cas ont trouvé une alcalinité du sang inférieure à la normale dans la fièvre ; ou plutôt, nous réservant de l'expliquer dans le chapitre suivant, nous constatons une fois de plus le parallélisme existant entre l'activité des échanges et l'alcalinité du sang.

Que quelques auteurs aient constaté une augmentation du titre hémo-alcalimétrique dans la fièvre, cela pourrait coïncider avec une intensité plus grande des mouvements respiratoires, des échanges par conséquent; mais, disons-le bien, on a beaucoup plus de chance d'être dans le vrai en attribuant ces résultats particuliers à quelques causes accidentelles.

Dans les maladies de l'appareil circulatoire ou respiratoire, une diminution constante de l'alcalinité du sang existe.

Dans la tuberculose, en particulier, à la période de début, le titre hémo-alcalimétrique (Rumpf, **1891**), (Peiper, **1889**), resterait normal, et il baisserait à la période de consomption seulement, alors que diminuerait le nombre des globules rouges.

Cela concorderait avec le fait que, dans la tuberculose primitive, les échanges ne sont point diminués [exagérés au contraire, d'après Robin et Binet (**1901**)], mais que, comme dans l'emphysème et la pleurésie d'ailleurs, malgré la ventilation forcée, l'élimination d'acide carbonique finit par être inférieure à la normale.

CO^2 par kilogr. et par heure (Möller, **1878**) :

Exsudat pleurétique	0 gr., 522
Emphysème	0 gr., 450
Phtisie pulmonaire	0 gr., 553

Hénocque (**1895**) indique également une diminution du chiffre de l'hémoglobine : 9 °/₀ au lieu de 14 gr. °/₀ chez les Singes *tuber-*

culeux : et chez l'homme, la quantité de l'oxyhémoglobine a varié, dit-il (fig. 99) entre 11 et 5 % dans ces conditions.

Quinquaud (**1880**, p. 50), pense de même et dit : « La phtisie chronique, dans le cours du premier degré et dans les débuts du second degré, abaisse peu le chiffre de l'hémoglobine ; il n'en est pas de même du troisième degré où l'hémoglobine se détruit avec une certaine énergie. »

Dans les maladies du sang, la chlorose, par exemple, nous voyons au début l'alcalinité du sang augmenter.

Dans l'oligochromhémie sans oligocythémie, Groeber (**1890**), Peiper (**1889**), Rumpf (**1891**) indiquent comme manifeste cette augmentation du titre hémoalcalimétrique.

Disons-le de suite, pendant cette période d'*anémie*, malgré la diminution du courant d'oxygène qui va baigner les tissus, l'organisme parvient à faire face à leurs besoins ; par divers mécanismes de compensation il se procure non seulement l'oxygène nécessaire au maintien du taux normal des combustions, mais encore le surplus, souvent énorme, exigé par des opérations physiologiques, telles que le travail musculaire par exemple (Kraus et Swiatecki, cités par Lambling, **1895**, p. 376).

Mais l'épuisement se fait, l'effort est nuisible à la longue pour l'organisme qui ne peut plus suffire aux besoins d'oxygénation ; les échanges se ralentissent.

En même temps, l'alcalinité du sang diminue.

Quand, écrit Drouin (**1892**, p. 133) la chlorose se complique de poikilocytose et d'oligocythémie, l'alcalinité du sang, exagérée au début, tombe au-dessous de la normale.

Donc parallélisme net entre l'alcalinité du sang et l'activité respiratoire dans les diverses phases de la chlorose.

On admet, dit Lambling (**1895**, p. 387) qu'il y a dans la goutte ralentissement des combustions.

Nous constatons également à la suite de Canard (**1878**), Jacksh (**1888**), Peiper (**1889**) une diminution dans l'alcalinité du sang, contrairement à l'avis de Magnus-Lévy.

L'arthritisme, qui correspond, dit BOUCHARD (**1886**) à la nutrition retardante, est caractérisé par l'hyperacidité des humeurs, conséquemment la diminution de l'alcalinité du sang.

Chez les diabétiques, les auteurs admettent tous une diminution très grande du titre hémo-alcalimétrique.

Dans le coma diabétique, certains même [MINKOWSKI (**1890**) en particulier] sont allés jusqu'à prétendre que le sang est devenu acide : mais il n'en est rien, l'alcalinité est très diminuée, elle n'est point nulle cependant.

PETTENKOFER et VOIT ont étudié dans le diabète les échanges respiratoires ; ceux-ci sont peu diminués, il est vrai ; mais, par le fait de la glycosurie, la nature des combustions et celle des dérivés de ces combustions présentent des anomalies.

Nous ne nous étendrons pas sur les variations de l'alcalinité du sang qui est, d'une manière générale, diminuée dans les néphrites, l'urémie, les affections hépatiques, les cachexies, le cancer, la malaria, les intoxications, l'alcoolisme.

Il y a, notons-le, diminution de l'activité des échanges dans tous ces cas, et diminution de la quantité d'hémoglobine.

La saignée, moyen thérapeutique, diminue l'alcalinité (ZUNTZ, **1867**) ainsi que l'hémoglobine (PEMBREY et GÜRBER, **1898**).

KRAUS, enfin (**1889**) signale un grand nombre de substances (pyrogallol, glycérine, etc., etc.) capables d'abaisser le titre alcalin du sang et de détruire les hématies, c'est-à-dire d'abaisser le taux hémoglobinique.

Le parallélisme entre l'alcalinité du sang et sa quantité de pigment est donc absolument constant, que l'on considère la série animale ou que l'on fasse varier les conditions physiologiques de l'individu, ou que, encore, on étudie ses conditions pathologiques.

Les deux tableaux suivants résument le chapitre et mettent en évidence le parallélisme existant entre le titre hémoglobinique et l'alcalinité apparente du sang :

I. Conditions physiologiques

États physiologiques	Titres hémo-alcalimétriques	Titres hémoglobiniques
Enfants.	relativement faible	plus faible que pour l'adulte
Adultes	élevé	maximum de 25 à 45 ans
Vieillards	faible	relativement faible
Sexe masculin.	plus élevé que chez la Femme	13 à 14 %
Sexe féminin	plus faible que chez l'Homme	12 à 13 %
Repos.	augmente	augmente légèrement
Jeûne.	diminue	diminue légèrement
Exercice prolongé avec entraînement	augmente	augmente
Hibernation	diminue	diminue
Sommeil	diminue	diminue
Parasitisme	diminue	diminue
Grossesse	diminue	diminue

II. Conditions pathologiques

Maladies	Titres hémo-alcalimétriques	Titres hémoglobiniques
Fièvre (en général) .	baisse	baisse
Fièvre typhoïde. . .	baisse { Mya et Tassinari, Krauss }	minimum (7 % Hénocque)
Variole.	baisse (Brouardel, 1870).	baisse jusqu'à 4 % (Quinquaud)
Pleurésie	166 mmgr. 5 (Drouin)	non purulente 85 mmg. ‰, purulente 54 mmg. ‰ } Quinquaud
Tuberculose	baisse à la période de consomption (Rumpf)	diminue à la période de consomption 11 à 5 % (Hénocque)
Anémie	diminue (Drouin v. texte)	11 à 4 % (Hénocque 1895)
Chlorose	diminue (Drouin)	9,5 à 4,5 % (Hénocque 1896).
Néoplasie	80 mmgr. (Jacksh)	5 % (Lejard, 1888); 7 % (Paya 1893)
Diabète.	108 mmgr. (Freivens 1884)	11 % (Hénocque 1889)
Goutte	diminue (Jacksh-Peiper).	8,4 %
Cirrhose du foie . .	diminue (Jacksh)	diminue (Quinquaud)
Intoxications	diminue	Plomb abaissé à 79 mmg. ‰ (Quinquaud)
Normale chez l'Homme	228 mmgr. NaOH par 100 cc. de sang	14 à 15 % d'oxyhémoglobine (Hénocque); 125 à 130 mmg. ‰ (Quinquaud)

CHAPITRE IX

Mécanisme du parallélisme entre l'alcalinité apparente et le pigment du milieu intérieur.

Nous n'avons pas ici à entrer dans les détails relatifs à l'explication des variations de l'alcalinité du sang selon les diverses conditions biologiques créées par des facteurs extra-organiques.

Notre but est d'étudier le mécanisme des modifications de l'alcalinité du sang pour le phénomène pris en lui-même, c'est-à-dire en tant que résultant des échanges bio-chimiques.

Que le titre hémo-alcalimétrique soit augmenté après la digestion parce que des principes alcalins sont introduits avec les aliments ou bien parce que la sécrétion du suc gastrique exige que des éléments acides soient fournis à l'estomac et conséquemment extraits du sang, cela ne nous occupera pas.

Ce à quoi nous tendons en ce moment, c'est à expliquer le parallélisme entre l'alcalinité du sang et son pigment, ou, ce qui revient au même, entre l'alcalinité du sang et l'activité respiratoire.

Ce qu'il est intéressant, nous semble-t-il, de mettre en évidence, ce sont les facteurs constants que nous retrouvons dans les variations concomitantes de l'alcalinité du milieu intérieur et de l'intensité des échanges.

La diminution de l'alcalinité du sang peut tenir à deux causes : ou bien à la présence d'une plus grande quantité d'acide, ou bien à la diminution des éléments alcalins.

Or, quand les oxydations organiques diminuent, que se passe-t-il?

L'abaissement du titre hémo-alcalimétrique alors constaté peut tenir à la *surproduction d'acides gras.*

Quand l'intensité des combustions diminue en effet, le terme ultime de ces combustions, CO^2, n'est point atteint ; et le torrent circu-

latoire est envahi par un grand nombre de produits de désassimilation incomplètement élaborés.

Et parmi les formes intermédiaires que revêtent les déchets de l'organisme, il en est fort peu qui jouissent de fonctions basiques, (bases xanthiques, ammoniaque, etc., etc.) : il en est, au contraire, un très grand nombre qui possèdent la fonction acide : tels sont l'acide urique, l'acide oxalique, l'acide lactique, les acides gras volatils, etc.

Comme Bouchard (1880) l'a dit : « L'organisme vivant fabrique incessamment des acides, mais il les détruit incessamment dans les conditions physiologiques. Il est des conditions morbides où l'oxydation des acides organiques se ralentit, ou du moins ces acides s'accumulent. »

Bouchard fait allusion ici aux conditions de la *nutrition retardante*, conditions qui font que dans toutes les maladies par ralentissement de la nutrition, dans l'arthritisme, nous pouvions nous attendre à constater l'abaissement du titre hémo-alcalimétrique, c'est d'ailleurs ce que nous avons montré au chapitre précédent.

Les considérations dans lesquelles entre Bouchard au sujet de la diminution de l'alcalinité du sang dans l'arthritisme, diminution qui s'explique par le ralentissement des échanges, peuvent nous rendre compte aussi de la diminution du titre alcalimétrique présentée par l'hémolymphe des Invertébrés ou le sang des Poissons, par exemple, dans la série animale.

Nous avons fait porter, à ce dernier égard, nos recherches d'une façon plus particulière sur le sang des Sélaciens dont le titre alcalimétrique est peu élevé, comme on l'a vu précédemment.

L'acide carbonique exhalé par kilogramme et par heure est aussi des plus faible chez ces animaux, avons-nous encore dit.

Les échanges y étant ralentis, il s'agissait de voir si le sang devait ses propriétés acides, ou plutôt faiblement alcalines, à la présence exagérée d'acides dans le torrent circulatoire ou à un défaut de bases?

Nous avons pu nous procurer à Roscoff un grand nombre de *Scyllium canicula*, Sélaciens vulgairement appelé « Roussettes ».

Faisant une ponction dans le cœur, nous retirions facilement 60 cc. de sang en sacrifiant un nombre restreint d'animaux.

Ce sang était coagulé par la chaleur afin de précipiter les albumines.

Par l'eau de baryte, les phosphates et les sulfates étaient précipités en même temps que les carbonates.

Le filtratum limpide, additionné d'acide sulfurique étendu, était alors distillé dans une cornue.

La distillation s'opérait assez lentement et était poussée jusqu'à empâtement du résidu de la cornue.

C'est dans le résidu que nous avons fait la recherche de l'acide lactique ; c'est dans le liquide distillé que nous devions retrouver les acides gras volatils, depuis l'acide formique jusqu'à l'acide caprique.

A. — Le résidu de la distillation est épuisé à plusieurs reprises par agitation avec de l'éther. Les solutions éthérées contiennent l'acide lactique.

Celui-ci est mis en évidence par ses réactions caractéristiques.

a. — Le réactif d'Ueffelmann donne une coloration ambrée foncée.

b. — Le sulfate de cuivre en solutions très étendues, presque incolores, donne une coloration bleue intense.

c. — Nous avons pu, d'ailleurs, obtenir des cristaux de lactate de zinc. En évaporant la solution éthérée, reprenant le résidu par l'eau et saturant par l'oxyde de plomb, nous obtenions une masse qui, évaporée à sec et reprise par l'alcool étendu, donnait tout d'abord une solution de lactate de plomb. Cette solution était alors décomposée par l'hydrogène sulfuré, évaporée pour chasser l'excès de H^2S et finalement neutralisée par le carbonate de zinc. Par filtration, le dernier solutum fournissait, après évaporation ultime, un résidu cristallin de lactate de zinc.

B. — Le liquide distillé, d'autre part, est saturé de carbonate de sodium pour chasser l'excès d'eau, puis évaporé à siccité et épuisé par l'alcool.

La solution alcoolique, évaporée à son tour, laisse un résidu

ambré qu'on redissout dans une petite quantité d'eau, environ 20 cc.

a. — L'acide sulfurique étendu donne à froid, avec ce liquide et quelques gouttes d'azotate d'argent, un fort précipité blanc, à chaud; c'est de l'argent métallique qui se précipite, donc le liquide contient de l'*acide formique* en notable proportion.

b. — Le perchlorure de fer y produit une coloration rouge jaune, qui passe au rouge avec HCl, et qui sous l'influence de l'ébullition se change en un précipité rouge brun d'hydrate ferrique.

c. — Le bichlorure de mercure y détermine un précipité blanc à froid, noircissant à chaud.

d. — Avec l'acide sulfurique normal, il s'en dégage une odeur piquante (?).

Toutes ces réactions semblent indiquer la présence de l'acide formique.

Il y aurait cependant un mélange des acides formique et acétique, que cela ne serait point pour nous surprendre; mais nous n'avons point différencié l'acide acétique.

C. — Le reste du liquide primitif est traité par de l'acide sulfurique dilué : au bout de quelque temps il se forme des gouttelettes huileuses d'acide caprique ou similaire.

Nous avons donc, par les procédés généraux de recherche de l'acide lactique et des acides gras volatils dans le sang (V, Encyclopédie de Frémy, 1888, T. IX, p. 17), démontré la présence d'acide lactique, d'acide formique et autres acides gras dans le sang de *Scyllium canicula*.

Nous avons obtenu un résultat analogue en opérant sur le sang de *Mustelus*, autre Sélacien et sur le sang de *Raja*.

Ayant également eu à notre disposition un grand nombre de *Maïa squinado*, nous avons recueilli 500 cm.c. d'hémolymphe de ces Crustacés. Nous y avons recherché et retrouvé les mêmes acides lactique et formique (?) que chez les Poissons, et également en très grande proportion ; mais nous n'avons pas réussi à y mettre en évidence les autres acides gras constatés chez les premiers.

Donc, faible alcalinité du sang chez les Invertébrés, chez les Poissons et chez les autres Vertébrés inférieurs, à cause de l'excès d'acides qui inondent le courant circulatoire, acides qui, répétons-le, accusent des combustions incomplètes.

Et, malgré un léger excès de CO^2 dans le sang, nous n'y trouvons que peu de bicarbonates alcalins.

Dans la saturation des bases, l'acide carbonique est remplacé par l'acide lactique, l'acide formique et l'acide acétique, ainsi que l'indique la thermo-chimie.

Les chaleurs de combinaison sont en effet, les suivantes pour les divers acides :

	NaOH étant égal à 2 l.	=	13 calories 3
Acide acétique	= $C^2H^4O^2$ (= 2 l.)	=	13 calories 4
Acide formique	= CH^2O^2 (= 2 l.)	=	14 calories 3
Acide oxalique	= $^1/_2$ $C^2H^2O^4$ (= 4 l.)	=	13 calories 5
Acide lactique	= $C^2H^6O^3$ diss.	=	13 calories 5
Acide carbonique	= $^1/_2$ CO^2 (= 15 l.)	=	10 calories 2

La chaleur de combinaison de CO^2 avec NaOH est, on le voit, de beaucoup la plus faible, et, disons-le encore, dans la saturation des bases, à l'acide carbonique sont ainsi substitués les acides lactique, acétique, formique, etc., quand ceux-ci se trouvent en présence.

La thermo-chimie nous indique également que si nous faisons agir l'acide oxalique ou l'acide sulfurique pour doser l'alcalinité apparente, comme nous l'avons indiqué, il déplace le peu d'acide carbonique qui est à l'état de sel alcalin, mais laisse intacts les autres acides, formique ou lactique par exemple ; les chaleurs de combinaison de ces derniers étant équivalentes, ou à peu près, à celle de l'acide oxalique avec la soude.

L'alcalinité constatée dans ces conditions sera donc faible, peu d'alcali étant déplacé.

C'est à la production d'acides résultant de combustions incomplètes qu'il faut de même attribuer la faible alcalinité que nous constatons

dans les diverses conditions physiologiques ou pathologiques où les échanges sont peu intenses.

Nous avons examiné au chapitre précédent ces différentes conditions.

Dans le travail sans entraînement et violent, en particulier, c'est un fait bien établi, que le torrent circulatoire se charge d'acide lactique : celui-ci, qui provient des contractions musculaires actives, peut, dans le cas d'entraînement, étant donné la ventilation suffisante, être brûlé et transformé secondairement en CO^2; d'où, alors, la non-diminution constatée du titre hémo-alcalimétrique dans ce cas spécial.

C'est encore à l'acide lactique résultant des crampes musculaires que A. Cantani (**1884**) a attribué la faible alcalinité du sang des cholériques.

Le diabète est des plus intéressant à étudier à ce sujet.

La diminution de l'alcalinité du sang dans ce cas pathologique est attribuée à l'accumulation dans l'organisme d'une proportion anormale de principes acides qui sont : d'une part, des acides minéraux (sulfurique et phosphorique) résultant de la désassimilation des éléments azotés ou des tissus en voie de désagrégation, et d'autre part, des acides organiques [acides gras inférieurs (Von Jacksh, **1888**) acide acétylacétique, lactique et oxybutyrique] qui ont la même origine.

Hugounenq (**1887**) a pu retirer du sang d'un diabétique 4 gr., 27 d'acide β oxybutyrique par litre.

« On sait, dit Drouin (**1892**) les relations qui existent au point de vue chimique entre l'acétone et les différents acides qui apparaissent au cours du diabète. Nous avons vu comment tous ces produits se rattachent à l'acide β oxybutyrique dont ils paraissent dériver, et comment l'acide β oxybutyrique lui-même est l'homologue immédiatement supérieur de l'acide sarcolactique. On pourrait être tenté d'arguer de cette parenté pour admettre que l'acétone et les acides anormaux du diabète proviennent d'une altération du sucre

accumulé dans les tissus : l'acide β oxybutyrique se produisant aux dépens des éléments du glucose de même que son homologue inférieur, l'acide sarco lactique, se produit normalement dans les muscles alors que l'acide lactique disparaît. »

« Mais on observe souvent, ajoute DROUIN, la production de ces mêmes acides et de l'acétone qui en dérive chez des sujets où il n'y a pas hyperglycémie. »

En effet, la présence de l'acide acétylacétique et de l'acétone a été signalée au cours de la cachexie cancéreuse ou même à la suite d'un *jeûne prolongé.*

Ces produits anormaux prennent donc naissance dans états caractérisés par un certain degré de dénutrition. Ils doivent être considérés comme résultant d'une consommation exagérée, mais *incomplète,* des éléments quaternaires.

L'apparition du glucose, en excès lui aussi, peut être attribuée à ce ralentissement de la nutrition des organes chargés de le détruire. Le sucre, au même titre que l'acide oxybutyrique, doit être regardé comme résultant de cette consommation exagérée mais incomplète.

L'arthritisme, enfin, nous avons eu déjà l'occasion de le voir, est caractérisé par une diminution des oxydations, qui accumule dans le torrent sanguin une grande quantité d'acides, déchets des combustions incomplètes.

De tout cela, nous voulons retenir ce fait que le parallélisme constant entre la faible alcalinité du sang et la réduction des échanges est le résultat de l'accumulation dans l'organisme d'acides, produits de désassimilation incomplètement élaborés.

L'origine de ces acides nous importe peu ; mais le seul fait de leur présence indique une faible activité des échanges qui ne permet pas leurs transformations ultimes.

Il est d'autres acides, non organiques, qui pourraient également jouer un rôle, peut-on croire, dans les variations de l'alcalinité du sang, et dont les discordances de dosages sont aussi en rapport avec l'activité des oxydations.

L'acide phosphorique surtout — les autres (acide sulfurique, par exemple) étant d'un intérêt secondaire, sauf dans le cas d'alimentation carnée exclusive (Auerbach, **1882**) — croît, d'après les travaux de différents auteurs, avec l'alcalinité du sang : les oxydations énergiques décomposent, en effet, les nucléo-albumines et déversent dans le plasma sanguin une certaine quantité de phosphore minéral.

Nous voyons donc que les variations de l'acide phosphorique ne concourent pas à l'explication du parallélisme entre l'alcalinité du sang et l'activité des échanges, puisque ces variations sont de même ordre que les titres hémo-alcalimétriques.

L'abaissement de l'alcalinité du sang peut tenir à une tout autre cause qu'à une hyperproduction d'acides.

Nous voulons dire à une *hypoproduction de bases*, lesquelles, au contraire, étant augmentées satureraient davantage l'acidité du « milieu intérieur. »

Mais, en l'espèce, il ne saurait être question des bases minérales : soude, potasse, chaux, magnésie.

Ces bases, introduites dans la circulation par une alimentation végétale surtout, ne sont point évidemment fonction des oxydations. Ce sont les acides organiques, combinés avec elles dans les aliments, qui vont être brûlés dans l'économie. Et alors : le sang aura le bénéfice intégral de l'alcalinité des bases fortes si des combustions assez intenses transforment ces acides organiques en acide carbonique ; le sang ne retirera de l'alimentation saline qu'un bénéfice mitigé si les oxydations sont insuffisantes et ne transforment les acides organiques combinés aux bases de l'alimentation végétale qu'en seuls acides gras.

Cette influence du régime végétarien et des alcalins a été signalée. à la suite de Bouchard (**1886**) par Joulie (**1901**); mais ces auteurs n'ont point fait la restriction que nous venons d'indiquer et qui seule peut expliquer l'action directe du régime végétarien sur les individus.

Notre remarque ne s'applique plus, évidemment, en thérapeutique, aux eaux minérales alcalines, les eaux de Vichy par exemple, où l'alcalin existe à l'état de bicarbonates.

Mais nous retombons, par l'influence des acides, dans le cas précédemment exposé.

Il s'agit donc d'établir quelle est ou quelles sont les bases susceptibles de varier dans le même sens que l'activité des échanges; et nous dirons de suite que, de toutes les bases pouvant subir dans le sang des variations dues à l'influence des modifications se passant du côté des oxydations, seules l'ammoniaque, l'urée et les bases xanthiques paraissent pouvoir jouer un rôle réel.

Or, quand les oxydations diminuent, que se passe-t-il ?

Deux théories se trouvent en présence :

La première, la plus ancienne, considérant l'acide carbonique et l'ammoniaque comme les *termes ultimes* des combustions organiques, explique la formation de l'urée par la déshydratation du carbonate d'ammoniaque en résultant.

Pour Salkowski (**1877**), ce n'est point une déshydratation qui a lieu ; mais c'est l'acide cyanique qui, en présence de l'ammoniaque, donne lieu à la formation de l'urée.

Quoi qu'il en soit, il est certain qu'à des oxydations énergiques correspond une formation exagérée d'ammoniaque et qu'aussi sous l'influence d'une réduction une partie de cette ammoniaque est transformée en urée.

Pour A. Gautier (**1898**), et c'est la seconde thèse, l'urée étant un produit d'hydratation en milieu réducteur, l'activité des oxydations entraîne la diminution de formation de ce principe.

« La majeure partie des cellules de l'économie, dit-il, et en particulier les parties centrales des protoplasmas où se produisent les phénomènes d'assimilation sont essentiellement réductrices..... Lors donc que les substances albuminoïdes se transforment dans nos cellules en amides complexes, urée, principes gras et hydrates de carbone, ces dérivés ne sauraient généralement provenir d'une oxydation des albuminoïdes protoplasmiques. Ils résultent directement ou indirectement de la destruction des corps protéïques par fermentations bactériennes anaérobies. Que ce dédoublement fermentatif se passe dans

le foie, dans les muscles, les reins ou dans d'autres cellules de l'organisme, en fait l'urée et les substances analogues, créatine, uréides, corps xanthiques et la plupart des autres produits azotés de nos excrétions, ne sauraient provenir d'une oxydation, formés qu'ils sont dans la cellule en milieu réducteur. »

De la destruction des albuminoïdes au sein de protoplasmas réducteurs résultent finalement de l'urée, des sucres, du glycogène, des corps gras, des acides lactiques et autres, accompagnés d'une petite quantité de tyrosine, de glycocolle, de taurine et enfin, comme intermédiaires entre les albuminoïdes et leurs dérivés précités, l'ensemble des autres matières azotées de l'économie : créatinine, corps uriques, leucomaïnes.

Parmi ces substances, les unes, telles que l'urée, la créatine, les leucomaïnes, passent dans les urines et sont directement excrétées sans subir de transformations ultérieures ; d'autres, le glycocolle, la taurine, s'écoulent par la bile à l'état d'acides conjugués glycocholique et taurocholique ; la tyrosine se retrouve dans les glandes, non sans qu'une notable partie ne soit détruite par oxydation et transformée en acide benzoïque. Et ce dernier, en s'unissant au glycocolle, donne l'acide hippurique ; mais, en général, les acides amidés se transforment en urée.

Enfin des acides lactiques formés, une partie s'oxyde et s'unit à l'urée pour former les uréides, l'acide urique en particulier, tandis qu'une autre part passe dans le sang à l'état de sels de soude pour y subir une série d'oxydations.

Des principes albuminoïdes, il ne reste donc plus, après l'excrétion des corps azotés, que des dérivés ternaires, hydrates de carbone, substances grasses, acides gras ou lactiques, qui vont subir une oxydation plus ou moins complète.

Cette désassimilation par oxydation constitue une seconde phase. C'est celle qui va fournir à l'économie, par transformation des sucres et des graisses en produits suroxygénés, l'eau et l'acide carbonique.

Dans cette seconde période, sous l'influence de l'oxygène, les produits formés d'abord à l'abri de l'air disparaissent à leur tour, de sorte qu'ici les termes ultimes sont presque toujours les mêmes : l'eau et l'acide carbonique. Comme termes intermédiaires nous trouvons cependant les différents acides dérivés de l'oxydation successive et graduelle des acides gras, acides succinique et oxalique, produits par une oxydation très avancée, acides lactique et autres qui vont s'oxyder ensuite dans le sang.

L'urée est donc un produit d'hydratation en milieu réducteur ; et c'est au foie surtout qu'il faut attribuer la transformation en cet amide des résidus ammoniacaux ou amidés divers de l'hydrolyse des albuminoïdes.

La rencontre de l'urée et de l'acide mésoxalique, produit lui-même de l'oxydation du glucose, peut donner naissance à l'acide urique.

Les travaux de Fischer ont montré d'autre part que l'on peut passer des bases xanthiques à l'acide urique par simple dédoublement hydrolytique. La rencontre du glycocolle et de l'urée s'unissant, sous l'influence de ferments spéciaux, avec perte d'eau et d'ammoniaque, suffit à expliquer la formation de cet acide.

La présence de l'acide urique dans le sang peut donc être le fait de deux actions opposées ; c'est-à-dire résulter soit d'une hydratation en milieu peu oxygénant, soit d'une forte oxydation.

L'on conçoit par là que cet acide soit le produit principal d'excrétion de deux groupes animaux si différents quant à l'activité des échanges : les Crustacés et les Oiseaux.

Si nous avons exposé dans leur ensemble les phénomènes de désassimilation des albuminoïdes c'est afin de pouvoir logiquement établir quelles sont les bases susceptibles d'apparaître dans le sang concomitamment aux oxydations énergiques.

Nous avons, en effet, embrassé la série complète des produits d'oxydation et de réduction de toutes les substances organiques, ayant eu à considérer les corps gras aussi bien que les hydrates de carbone en

tant que faisant partie des phases intermédiaires de combustion des corps azotés.

L'ammoniaque, l'urée et les leucomaïnes sont les seules bases qui, comme nous le disions plus haut, paraissent devoir jouer un rôle dans l'augmentation de l'alcalinité du sang.

Et alors que l'urée, produit de réduction, devra apparaître quand les échanges seront diminués, l'ammoniaque, au contraire, augmentera avec une activité organique plus grande.

Depuis longtemps déjà, Kuhne et Strauch (**1864**), ainsi que Brucke (**1868**), ont signalé la présence de l'ammoniaque dans le sang.

Brucke abandonnait six à huit heures le sang sous une cloche : une coupelle contenant de l'acide sulfurique étant placée sous la même cloche. Il examinait au bout de ce temps l'acide sulfurique et décelait l'ammoniaque à l'aide du réactif de Nessler.

Kühne et Strauch faisaient passer un courant d'hydrogène lavé au nitrate d'argent dans du sang à froid et dans du sang chauffé. Rien à $+40^{\circ}$ C. ; à $+68^{\circ}$ C., au contraire, résultat positif.

Mais n'y a-t-il pas alors décomposition des albuminoïdes ?

Ritter, conseille de neutraliser le sang par la magnésie pour éviter la décomposition de l'hémoglobine, laquelle donne des produits secondaires acides susceptibles de fixer l'ammoniaque.

Latschenberger (**1884**) indique un procédé colorimétrique de dosage de l'ammoniaque. On traite, dit-il, le sang par un égal volume d'une dissolution saturée de sulfate de cuivre à froid. On ajoute de la baryte jusqu'à solution neutre. Le filtratum incolore est ensuite traité par le réactif de Nessler qui donne une coloration brune ou jaune plus ou moins intense.

Le procédé de Schlœsing est celui que l'on emploie le plus couramment pour la recherche et le dosage de l'ammoniaque. Nous le décrirons en exposant notre mode opératoire, car nous avons précisément fait usage de ce procédé.

Neubauer et Vogel (**1890**), enfin, dosent l'ammoniaque dans les

tissus animaux par distillation dans le vide en présence de la magnésie. Pour le sang, il suffit de distiller après addition d'eau, l'alcalinité du liquide suffisant à déplacer l'ammoniaque (Nencki et Zaleski, **1901**).

Comme chiffres donnés par les auteurs dans la série animale, nous voyons (Lambling), pour 1.000 cc. de sang :

0 gr., 036 à 0 gr., 018		chez le Bœuf
0 gr., 012	—	chez le Lapin
0 gr., 042	—	chez le Chien

Pour nous, nous avons opéré un très grand nombre de dosages d'ammoniaque dans le sang des divers animaux.

Chez les Invertébrés, nous nous sommes adressés à l'hémolymphe de *Maïa* et d'*Hélix*.

Ayant recueilli 400 cc. d'hémolymphe à l'aspect dichroïque de *Maïa*, nous les avons mis sous une cloche hermétiquement close, après leur avoir ajouté de la magnésie. Sous cette même cloche était disposée une coupelle de large surface contenant 50 cc. d'acide sulfurique déci-normal. Nous avons laissé plusieurs jours le dégagement d'ammoniaque s'effectuer et venir se fixer sur l'acide sulfurique.

Après avoir reconnu qu'au bout de 4 jours, le dégagement de l'ammoniaque était complet, nous avons dosé notre acide sulfurique avec la soude titrée et avons reconnu qu'une partie de l'acide avait été neutralisée.

Nous avons pu par ce procédé évaluer à 1 mmgr., 5 près, environ, la quantité d'ammoniaque par litre de sang de *Maïa*.

Bien entendu, par un essai préalable à l'aide du réactif de Nessler, nous nous étions assurés que le gaz ayant neutralisé partiellement l'acide sulfurique était bien de l'ammoniaque.

La quantité d'ammoniaque contenue dans un litre d'hémolymphe d'Escargots est également de 1 mmgr., 5 à 2 mmgr. environ.

Chez les Vertébrés, nous avons de même reconnu la présence de l'ammoniaque dans le sang des Poissons, Sélaciens ou Téléostéens,

à l'aide du réactif de Nessler, et nous avons opéré un grand nombre de dosages, dans le sang de *Scyllium*, en particulier.

100 cc. de sang de *Scyllium* étaient précipités par l'alcool additionné d'eau. Le coagulum était lavé avec soin. Le filtratum rouge était débarrassé de l'hémoglobine à l'aide de l'éther et l'alcool, et ce nouveau coagulum pressé avec de l'eau distillée.

Tout le liquide limpide était placé sous une cloche après avoir été additionné de magnésie.

Une coupelle contenant de l'acide sulfurique déci-normal se trouvait sous cette même cloche.

De même que pour le dosage de l'ammoniaque dans le sang de *Maïa*, au moyen d'une solution titrée de soude, nous dosions facilement la quantité d'acide ayant été neutralisée, et conséquemment la quantité d'ammoniaque contenue dans 100 cc. de sang.

En rapportant cette proportion au litre, voici les résultats obtenus :

1000$^{cc.}$	de sang	de *Scyllium*	contiennent	0^{gr}.008	d'ammoniaque.
»	»	»	»	0.010	»
»	»	»	»	0.008	»
»	»	Raie	»	0.007	»
»	»	Carpe	»	0.010	»
»	»	Tortue	»	0.012	»
»	»	Chien	»	0.065	»
»	»	»	»	0.040	»
»	»	»	»	0.055	»
»	»	Cobaye	»	0.040	»
»	»	»	»	0.050	»
»	»	Pigeon	»	0.130	»
»	»	»	»	0.090	»
»	»	»	»	0.130	»

Il suffit de jeter un coup d'œil rapide sur ce tableau pour voir que les quantités d'ammoniaque vont croissant dans le sens des oxydations, comme nous l'avions pu prévoir, l'ammoniaque étant un terme ultime des combustions des éléments organiques quaternaires.

Les résultats que nous avions obtenus par le procédé précité de dosage chimique, nous les avons vérifiés par la méthode colorimétrique.

10 cc. de sang de Pigeon, par exemple, étant précipités par le sulfate de cuivre en solution concentrée, le filtrat, de coloration verte, était neutralisé par la baryte.

Avec le réactif de Nessler nous obtenions alors une coloration jaune foncée dont le colorimètre de Duboscq nous mesurait l'intensité.

C'est ainsi que nous avons pu comparer les différentes colorations obtenues avec les sangs de Carpe, de Tortues terrestre ou aquatique, de Chien et de Pigeon.

Nous avons ainsi constaté, le sang de Carpe étant pris pour étalon et considéré comme égal à 1, que : la quantité d'ammoniaque dans le sang de Tortue était égale à 2; pour le Chien cette ammoniaque se chiffrait par 4; pour le sang de Pigeon, elle atteignait le rapport de 8.

C'est-à-dire que ces rapports sont sensiblement les mêmes, quoique un peu inférieurs, à ceux trouvés par la méthode chimique pure de Schlœsing employée précédemment.

Dans quelle combinaison l'ammoniaque se trouve-t-elle engagée dans le sang ?

La question, avouons-le, est délicate à résoudre.

Dreschel (**1875**) s'est efforcé de démontrer que c'était à l'état de carbonate que l'ammoniaque existait dans le sang.

Mais les recherches récentes de Nencki, Pawlow, Hahn et Saleski (**1896**) tendent à démontrer la présence de l'acide carbamique dans l'urine et dans le sang.

Toutefois, si, comme le veulent ces auteurs, à la suite de Dreschel, l'urée se forme bien au dépens de l'acide carbamique et de l'ammoniaque, pourquoi une certaine portion de cette ammoniaque, au lieu de passer à l'état de carbamate (stade qu'elle ne doit pas franchir quelquefois) ne resterait-elle pas aussi en combinaison avec l'acide carbonique que l'on sait exister en excès dans le sang ? c'est-à-dire pourquoi le sang ne contiendrait-il pas du carbonate d'ammoniaque ? ou même pourquoi le sang ne renfermerait-il pas du carbono-phosphate d'ammoniaque ?

Les récents travaux de Barillé (**1900**) ont, en effet, montré combien grande était l'affinité de l'acide phosphorique pour les carbonates et quelle véritable combinaison s'effectuait entre l'acide carbonique et les phosphates alcalino-terreux, sous forme de carbono-phosphate de calcium en particulier.

Si nous essayons de comparer à l'ammoniaque dans la série animale les quantités d'urée existant concomitamment dans le sang, nous voyons qu'elles sont généralement en raison inverse.

Alors que les animaux à faible activité respiratoire offrent de grandes proportions d'urée, celle-ci existe en quantité minime, au contraire, relativement dans le sang des Vertébrés supérieurs, et finit par devenir nulle chez les Oiseaux dont les oxydations sont maxima.

Dans l'hémolymphe des Escargots, Couvreur (**1901**) indique 1 gr., 872 °/oo d'urée.

Pendant le sommeil de ces animaux, c'est-à-dire alors que les échanges sont tout à fait réduits pour ne pas dire nuls, le même auteur donne 3 gr., 20 °/oo du même principe.

Heim (**1892**, p. 76), de son côté, nie bien l'existence de l'urée dans l'hémolymphe de la plupart des Crustacés ; mais nous mettons en doute son assertion, car avant Couvreur, d'autres expérimentateurs, dont Jolyet et Regnard [1], Rabuteau et Papillon (**1873**, p. 187), l'avaient déjà signalée et dosée dans ces animaux.

Les tissus des Sélaciens, Raies et Squales, sont extraordinairement riches en urée.

Les travaux de Stoedeler et Frerichs (**1858**) l'ont depuis longtemps démontré. En **1889**, Von Schroeder a trouvé jusqu'à 2 gr., 60 °/oo d'urée dans le sang de certains *Scyllium*.

Pour les Vertébrés supérieurs, les Mammifères en particulier, un grand nombre de dosages ont été effectués.

Dès **1856** Picard, en **1859** Poiseuille et Gobley, en **1859**

[1] Cités par Heim, Thèse Faculté de Paris, 1892, p. 76.

Wurtz, en **1874** Munck, en **1874** Pekelaring ont ainsi opéré de multiples recherches quantitatives dont les résultats sont toutefois discordants.

Mais, en tous cas, ces résultats montrent bien nettement que les quantités d'urée existant dans le sang sont de beaucoup inférieures chez les Mammifères à ce qu'elles sont chez les Poissons.

Ainsi, le sang de Chien contiendrait d'après Meissner 0 gr., 17 °/₀₀ d'urée, d'après Wurtz 0 gr., 19, et d'après Treskin (**1874**), seulement 0 gr., 11 toujours par litre.

Pour l'Homme, les auteurs indiquent généralement de 0 gr., 16 à 0 gr., 20 d'urée °/₀₀ dans le sang.

Nous avons nous-même effectué un grand nombre de dosages d'urée dans le sang de divers animaux.

Le mode opératoire que nous décrivons ci-dessous pour le sang de *Scyllium* a également été employé pour les autres Vertébrés.

40 cc. de sang de *Scyllium* étaient traités par 100 cc. d'alcool à froid. Laissant reposer quelques heures, le tout était alors jeté sur un filtre lavé. Nouveau lavage à l'alcool à 90°, puis à l'éther alcoolisé. L'urée étant soluble dans l'eau et dans l'alcool, mais non soluble dans l'éther, se trouvait dans la partie non éthérée du filtrat; et cette liqueur hydro-alcoolique était traitée par la solution mercurique de Liebig après neutralisation.

De cette façon l'urée était précipitée en même temps que la créatine et la créatinine. Par un courant d'hydrogène sulfuré le précipité lavé et mis en suspension dans l'eau était décomposé. Le liquide était ensuite filtré et, dans le filtratum incolore, nous dosions l'urée par l'hypobromite de soude.

C'est ainsi que nous avons obtenù dans le sang de certains Scyllium jusqu'à 8 gr. d'urée par litre.

Dans le sang de Chien nous avons eu comme chiffres des quantités oscillant entre 0 gr., 11 à 0 gr., 80 °/₀₀.

Dans le sang de Tortue d'eau, les résultats moyens furent d'environ 1 gr. °/₀₀.

Il est aisé de se rendre compte, d'après le tableau suivant, indiquant les moyennes obtenues tant par les auteurs classiques que par nous-même que les quantités d'urée existant dans le sang vont décroissant des Invertébrés aux Vertébrés supérieurs.

ESPÈCES ANIMALES	Urée °/₀₀ de sang	Auteurs
Hélix pomatia éveillé	1 gr. 872	Couvreur
Hélix pomatia en hibernation	3 » 20	
Scyllium caniculum	2 » 60	
» »	8 » 00	J. Gautrelet
» »	8 » 00	»
Testudo	1 » 00	
»	1 » 00	
Canis	0 » 19	Würtz
»	0 » 11	Nenki
»	0 » 10	J. Gautrelet
Homo	0 » 16	
Capra	0 » 17	Meissner
Columba	0 » 00	

On voit donc par l'étude de la série animale se confirmer ce fait, que notre discussion précédente faisait prévoir, que l'ammoniaque et l'urée dans le sang varient en raison inverse l'une de l'autre et peuvent expliquer dans une certaine mesure les variations de l'alcalinité du sang parallèles à l'activité des oxydations organiques : l'ammoniaque jouant le rôle de base, et de base forte même, apparaissant seulement quand l'activité respiratoire est énergique, concourt donc à augmenter l'alcalinité du sang, ce qui n'a pas lieu quand les échanges sont amoindris et qu'alors l'urée se substitue à elle dans le torrent circulatoire.

Est-ce que l'étude des variations de l'urée et de l'ammoniaque dans les diverses conditions physiologiques et pathologiques confirme cette explication de la concomitance des deux facteurs, activité respiratoire et alcalinité sanguine?

Dans le sang fœtal, tout d'abord, des recherches de Jolyet et Lefour (**1892**), il résulte que l'urée se trouve dans la proportion de 0 gr., 285 °/₀₀.

Cavazzani et Levi (**1895**) considèrent ce chiffre comme un peu trop élevé et admettent seulement une moyenne de 0 gr., 215 °/₀₀. Ils font, en outre, la remarque très intéressante que très souvent il n'existe pas de correspondance entre la quantité d'urée contenue dans le sang maternel et celle que renferme le sang du fœtus, la quantité d'urée dans le premier pouvant s'élever au double de celle comprise dans le dernier.

Ceci est parfaitement d'accord avec le fait que, durant l'accouchement, l'alcalinité du sang de la femme est diminuée et qu'au contraire le sang du fœtus est alcalin relativement à celui de sa mère (voir au chapitre VIII).

Durant le sommeil hibernal, les échanges diminuent, et l'alcalinité du sang décroît également. De même l'urée existe en plus grande quantité dans le sang, comme Couvreur l'a montré pour l'Escargot, dans les mêmes conditions physiologiques.

La pathologie nous indique aussi de grandes proportions d'urée quand l'alcalinité du sang est faible.

Dans le choléra, Voit signale 2 gr., 45 °/₀₀ d'urée dans le sang de l'Homme, et Chalnet (**1880**) en a même dosé 3 gr., 60 °/₀₀ dans les mêmes conditions morbides.

Dans la fièvre, Béclard (**1859**) indique 0 gr. 20 °/₀₀.

Dans l'aménorrhée, le même auteur a constaté 0 gr., 26, toujours par litre.

L'urée augmente également dans la fièvre typhoïde (Steinberg, **1842**), le diabète (Rainy, **1858**), l'anémie, la chlorose, le rhumatisme articulaire (Picard, **1856**), toutes maladies où nous avons de notre côté constaté une diminution de l'alcalinité du sang.

Si nous donnons les chiffres de l'urée dans les diverses conditions physiologiques ou pathologiques, il ne faut pas que l'on se méprenne sur le sens que nous leur attribuons.

L'urée, nous le savons fort bien, est avant tout facteur de l'alimentation ; et on ne pourra ainsi comparer que des animaux ayant un régime alimentaire à peu près équivalent.

En outre, la quantité d'urée existant dans le sang est liée à un grand nombre d'autres facteurs, parmi lesquels la fonction rénale prédomine : et nous n'oublions pas que dans le choléra, l'accumulation d'urée dans le torrent circulatoire peut être due à l'arrêt plus ou moins complet de l'excrétion urinaire.

Toutefois, ce que, par les exemples donnés précédemment, nous avons voulu montrer, c'est que toutes autres conditions étant éliminées, le parallélisme qui s'observe entre l'urée, la faible activité des échanges et l'abaissement de l'alcalinité du sang, ainsi que le parallélisme entre l'ammoniaque et l'exagération des combustions organiques.

Les variations des bases peuvent-elles concourir à expliquer les variations parallèles de l'alcalinité du sang et des échanges?

L'ammoniaque est, évidemment, une base énergique et son augmentation concorde avec une grande alcalinité du sang.

Mais l'urée ? Lumière et Barbier (**1901**) lui attribuent une fonction basique et font remarquer que, par contre, elle ne réagit pas sur les indicateurs colorés, tout en absorbant cependant une quantité variable d'acide dans le titrage.

Tout dernièrement, Ramsden (**1902**) a nié, au contraire, le caractère basique de l'urée en se basant sur ce fait qu'elle ne joue pas un rôle électif vis-à-vis des protéides dans une solution protéique acide.

Beaucoup d'autres auteurs sont également de cet avis.

Et nous le partageons d'autant plus volontiers qu'il rend compte de son influence, en tant que facteur considéré comme acide, sur les variations de l'alcalinité du sang : celle-ci augmentant, répétons-le, quand les échanges sont ralentis, conséquemment, nous l'avons surabondamment démontré, quand l'alcalinité du sang diminue.

CHAPITRE X

Rôles du foie et des acides dans les variations de l'alcalinité apparente du sang.

L'urée se formant dans le foie aux dépens des sels ammoniacaux, comme l'ont démontré les travaux de von Schröder (**1882-1885**) et les recherches de Knirìem et Schondorff, il importe, nous semble-t-il, de considérer d'une façon particulière le rôle du foie dans les variations de l'alcalinité du sang.

La seule observation nous montre que, dans la série animale, c'est chez les Poissons dont le foie est le plus développé relativement que l'urée est en quantité maxima dans le sang.

Qu'allait entraîner la suppression du foie?

Les belles expériences de Nencki, Pawlow et Saleski (**1896**) ont montré que si l'on empêchait le passage du sang veineux porté dans le foie, chez le Chien, l'urée se formait encore, mais en extrêmement faible quantité.

Quant à l'ammoniaque, elle augmente beaucoup dans le sang du Chien qui est au régime carné et diminue chez l'animal soumis au régime végétal.

De plus, disent-ils, les veines pancréatiques et mésentériques contiennent plus d'ammoniaque que la veine porte, et celle-ci en renferme quatre fois plus que le sang artériel.

L'animal périt donc d'intoxication ammoniacale (**1892**).

Minkowski (**1886**) a montré d'autre part que, chez les Oies privées de foie, la quantité d'acide urique diminuait.

Schröder (**1890**) enfin a obtenu 70 heures de survie chez des Sélaciens après l'ablation du foie et il a constaté que l'urée ne diminuait pas dans le muscle.

Nous avons repris les expériences de Schröder en nous plaçant à un autre point de vue.

Pour pratiquer l'extirpation totale du foie à un *Scyllium,* l'animal était mis hors de l'eau, la tête seule étant enveloppée d'un linge mouillé d'eau de mer afin d'assurer l'oxygénation par les branchies.

Une incision longitudinale et médiane, occupant l'espace compris entre les nageoires antérieures, était pratiquée longue de cinq à six centimètres. L'estomac était refoulé ainsi que la rate ; et, grâce à une compression méthodique des flancs de l'animal, les deux lobes du foie sortaient rapidement.

Nous apposions alors une simple ligature à la base du sinus de Cuvier; et, le foie étant coupé entièrement, la vésicule biliaire laissait s'échapper la bile au dehors.

Les téguments du *Scyllium* étant alors rapprochés, nous les recousions à l'aide d'une aiguille de Reverdin (à extrémité solide); et, en nous servant de gros fil, nous mettions en moyenne huit points de suture.

Il est à noter qu'aucune hémorrhagie ne se produisait, et que l'opération qui durait dix minutes au début de nos expériences avait fini par être exécutée par nous en quatre minutes au plus. La rapidité opératoire était une condition essentielle de survie de l'animal, comme nous avons pu nous en rendre compte.

Nous ne faisions point d'antisepsie; nous nous lavions simplement les mains à l'eau de mer.

Première opération. — L'opération, commencée à 4 heures du soir, dure 10 minutes. Il ne se produit pas d'hémorrhagie.

L'animal, remis dans un bac spécial à grand courant d'eau, semble hébété sous le coup du choc opératoire. Il est asthénique et semble redouter l'asphyxie à en juger par sa tendance à se placer sous le jet d'arrivée de l'eau.

A 11 heures 1/4 le même soir, la respiration, haletante au début, paraît moins précipitée.

Le lendemain, il mourait à 4 heures du matin.

L'autopsie indique un sang non coagulé et montre des organes génitaux congestionnés.

Troisième opération. — 5 août 1902, à 3 h. 45.

Le *Scyllium* opéré est très vigoureux. Le foie extirpé pèse 75 gr. L'opération a duré 5 minutes.

L'animal est mis aussitôt après celle-ci dans le bac commun à tous les animaux. Jusqu'à la 76e heure après l'opération il ne semble pas avoir ressenti de commotion ; il nage aisément comme un *Scyllium* normal.

Alors seulement, la colonne vertébrale, et l'animal tout entier d'ailleurs, subit une déviation de son tiers postérieur ; il prend la forme d'une baïonnette et se roidit. Les mouvements de la queue deviennent difficiles.

Le 8 août, à 10 heures du soir, la respiration de l'animal devient haletante, le tégument se décolore[1] et blanchit alors qu'il était franchement noir au début.

Le 9, à 7 heures du matin, la respiration est faible, les fentes branchiales paraissent ne plus fonctionner. Le cœur bat une fois par minute.

A 8 h. 30, nous le saignons.

Ce *Scyllium* avait donc survécu 90 heures à son opération.

L'alcalinité du sang était de 70 mmgr. en NaOH environ par 100 cc.

L'autopsie ne révèle de particulier que des testicules très congestionnés.

Nous avons ainsi pratiqué 18 opérations avec survie de l'animal variant entre 60 et 90 heures, et toutes ont concordé pour montrer une augmentation de l'alcalinité du sang.

Nous avons dit plus haut que le titre hémoalcalimétrique normal du *Scyllium* était de 54 mmgr. en NaOH et par 100 cc.

Après l'ablation du foie il est en moyenne de 70 mmgr. environ : trois fois seulement nous l'avons trouvé égal à 66 mmgr, 6.

Il importait de savoir si l'ammoniaque était parallèlement augmentée.

[1] Cette décoloration du tégument du *Scyllium* sous l'influence de l'ablation du foie est absolument constante dans nos expériences.

Nous avons donc fait un dosage de l'ammoniaque contenue dans le sang, et nous l'avons trouvée égale à 0 gr., 09 ou 0 gr., 10 ‰. La proportion d'ammoniaque s'est donc élevée, et c'est bien à elle que nous devons attribuer l'augmentation de l'alcalinité du sang puisqu'elle a ainsi décuplé d'avec la moyenne normale pour ce Sélacien, 0 gr., 009, avons-nous dit précédemment.

D'ailleurs, cette augmentation de l'ammoniaque était facile à prévoir, l'animal ayant présenté tous les symptômes de l'ammoniémie.

Celle-ci est, en effet, caractérisée : par ses effets convulsivants (Ch. Richet et Moutard-Martin, **1881**), par l'accélération respiratoire (Lange, **1874**) ; et dès que la dose est mortelle, (c'est-à-dire en sel ammoniacal 0 gr., 50 par kilog. d'animal), les excitations cessent et les effets dépressifs surviennent. La mort a lieu par arrêt du cœur, après une période de ralentissement cardiaque. Et tous ces phénomènes décrits par Richet (Dictionnaire de Physiologie) ont été observés nettement et constamment après l'ablation du foie de nos Sélaciens.

Allons-nous, maintenant, des faits que nous venons d'observer quant aux quantités d'ammoniaque et d'urée existant dans le sang, conclure hâtivement que l'alcalinité du sang croît en raison directe de l'ammoniaque et en raison inverse de l'urée ?

Sans doute, nous pouvons dire que ces deux facteurs varient en raison inverse l'un de l'autre, à n'envisager que les combustions organiques; mais ce serait aller trop loin que de généraliser et de conclure à la présence de beaucoup d'ammoniaque, par exemple, dans le sang à alcalinité exagérée de celui-ci.

Nous allons le voir de suite.

On sait (Walter, **1877**), Coranda (**1880**), que chez le Chien et chez l'Homme en particulier, les acides minéraux ingérés augmentent la quantité d'ammoniaque dans l'urine et diminuent l'urée : ces acides fixent l'ammoniaque provenant de la destruction des albumines. Les acides organiques, non susceptibles de brûler dans l'éco-

nomie, agissent de même. Les autres sont sans action sur les productions respectives d'ammoniaque et d'urée.

Grâce à ce mécanisme, on explique pourquoi l'on trouve des proportions exagérées d'ammoniaque dans le sang alors que les échanges sont ralentis.

Dans l'inanition, Vogel a vu aux deuxième, cinquième et huitième jours : 0 gr., 96, 0 gr., 913 et 0 gr., 888 °/₀₀ d'ammoniaque dans le sang. Elle était due à l'action de l'acide phosphorique de désassimilation des albuminoïdes.

Le travail musculaire augmente aussi l'ammoniaque : 1 gr., 018 °/₀₀ après 4 heures de canotage (von Noorden, **1893**).

Dans la fièvre (Hallenworden, **1880**) a trouvé de 1 gr., 50 à 2 gr. °/₀₀ d'ammoniaque dûe aux acides oxybutyrique et éthylacétique que nous avons vu y apparaître.

Dans le diabète, il se forme jusqu'à 6 gr. d'ammoniaque °/₀₀ par le fait de la présence exagérée d'acides anormaux.

De même, on constate une exagération de l'ammoniaque dans le cancer et les intoxications.

Nous ne parlons pas ici de l'influence de l'alimentation végétale ou carnée (Gumlich, **1892**) ; nous avons simplement voulu montrer que grâce à un mécanisme spécial — réaction des acides sur les albumines — la quantité d'ammoniaque pouvait se trouver exagérée dans le sang là où les échanges étaient ralentis, et où *a priori* nous eussions été en droit de la considérer plutôt comme inférieure à la normale.

Il y a parallélisme des variations de l'urée et de l'ammoniaque dans ces cas.

Pourquoi donc n'avons-nous pas, d'une façon continue, cette hyperproduction d'ammoniaque dans le cas des combustions incomplètes?

C'est, répondrons-nous, que les acides que nous avons vu se former alors sont des acides susceptibles de comburer.

Allant même plus loin, on pourrait peut-être, pour une certaine part, expliquer l'hyperproduction d'ammoniaque dans le cas d'oxy-

dations énergiques, par l'action de l'acide benzoïque, en particulier, que l'on sait n'être pas brûlé et être un produit (*in vitro*) d'oxydation ultime des albuminoïdes.

La production d'ammoniaque sous l'influence des acides explique pourquoi certains auteurs, Walter (**1877**) et Goetgens (**1880**) en particulier, n'ont pu rendre acide le sang des animaux en leur faisant ingérer des acides en petites quantités.

L'alcalinité ne diminuait que relativement peu; il se faisait un mécanisme de compensation grâce à l'influx de l'ammoniaque produite.

On ne peut donc pas formuler nettement la loi suivante : la proportion d'urée dans le sang est en raison inverse de l'activité respiratoire, la proportion d'ammoniaque lui est parallèle; et, en conséquence, on ne peut expliquer le parallélisme de l'alcalinité du sang et de l'activité organique à l'aide de ces deux facteurs. Il est aisé de s'en rendre compte.

Il est cependant un fait acquis, répétons-le : *sous l'influence de la seule activité respiratoire, toutes autres conditions étant égales, l'urée et l'ammoniaque varient en raison inverse l'une de l'autre:* et leurs variations peuvent expliquer, pour une petite part au moins, les variations concomitantes de l'activité des échanges et de l'alcalinité du sang.

Le seul facteur à considérer est donc le facteur *acide*; plus les échanges sont réduits, plus les oxydations sont faibles, plus les acides déversés dans le torrent circulatoire sont susceptibles de diminuer l'alcalinité du sang; et, inversement, quand l'activité organique est exagérée, grâce aux combustions complètes, cette alcalinité se trouve augmentée.

Tel est le mécanisme explicatif du parallélisme que nous avons constaté entre le pigment respiratoire, l'activité organique et l'alcalinité du sang.

CHAPITRE XI

Influence de la densité et des sels minéraux sur l'alcalinité apparente du sang. — L'immunité

Faut-il attribuer une part, dans la diminution de l'alcalinité du sang, à la diminution de densité du sang?

On sait que les variations de la densité pour le sang sont parallèles aux variations de son hémoglobine, aussi bien dans la série animale que dans les divers cas physiologico-pathologiques.

Il suffit de lire les chiffres donnés par Davy (**1863**) de la densité du sang des principaux types de Vertébrés pour voir le parallélisme existant entre le poids spécifique et le titre hémoglobinique.

ANIMAUX	Densité du sang
Squale	1022.
Morue	1034.
Saumon	1051.
Grenouille.	1040.
Agneau.	1046.1053
Chien	1050.
Homme.	1050.1057
Porc.	1060.
Dindon.	1061.

Sherington et Copeman (**1893**), plus récemment, ont donné une nouvelle série de chiffres de la densité du sang, soit d'après les auteurs, soit d'après eux-mêmes. Les chiffres sont un peu plus élevés que ceux de Davy, mais les rapports restent identiques :

ANIMAUX	AUTEURS	Densité du sang
Grenouille.	Lloyd Jones	1034.
»	Sherinton et Copeman	1056.
Escargot	» »	1055.
Lapin.	Gschleider	1046.1052
Chien	Nasse	1059.
»	Sherington et Copeman	1063.
Moineau	Lloyd Jones	1075.
Pigeon	Sherington et Copeman	1067.

Parmi les Invertébrés, Geddes (**1879**) indique 1026 comme densité de l'hémolymphe d'Oursin ; et nous-même avons trouvé 1030 pour l'hémolymphe de *Maïa*.

Lloyd a en outre montré que la densité du sang du *fœtus* était plus grande que celle du sang de la *mère*.

D : pour la mère =1052 ; D : pour le fœtus = 1060.

Le sang des vieillards est un peu moins dense que le sang des adultes.

A la suite d'un exercice musculaire moyen, la densité s'abaisse.

Dans les maladies, comme la chlorose, la tuberculose, les tumeurs maligne, la fièvre, on voit la densité du sang décroître au fur et à mesure que diminue la richesse du même liquide en hémoglobine (Hammerschlag, **1892**).

La densité, c'est-à-dire la concentration du sang, augmentant en même temps que le titre hémoglobinique, on peut voir là une explication du parallélisme constaté entre le titre hémo-alcalimétrique et l'activité des échanges.

Mais cette loi est souvent aussi en défaut ; c'est ainsi que l'alcalinité du sang diminue alors que la densité augmente dans le jeûne, dans le sommeil, dans le choléra.

Swiatecki (**1890**) administra du sulfate de soude à un chien, et 24 heures après il dosa l'alcalinité du sang.

Malgré la concentration, l'alcalinité du sang total ne variait pas.

Nous avons eu, nous-même, l'occasion de vérifier le fait que la teneur du sang en hémoglobine croît avec la densité : ces conclusions se dégagent nettement des expériences auxquelles M. le docteur Langlois (**1902**) voulut bien nous associer.

Nos recherches ont porté sur les variations de la densité du sang pendant la polypnée thermique, en faisant usage pour la détermination de la densité du sang de la méthode de Roy, ou de celle de Hammerschlag :

De nos expériences, nous avons pu conclure que le sang, prenant

aux tissus l'eau nécessaire à la lutte thermique, l'augmentation de la densité ne se faisait sentir que lorsque la perte totale de poids atteignait 10 °/₀ en moyenne.

Or, jusqu'à ce que ce chiffre ait été atteint, la densité restait constante ainsi que le titre hémoglobinique et l'alcalinité du sang; mais, la perte de poids ayant dépassé les 10 °/₀ précités, aussitôt densité, hémoglobine et alcalinité augmentaient parallèlement.

Malgré ce parallélisme ordinaire, la loi comporte, on l'a vu, des exceptions.

Le problème est donc des plus complexe : l'alcalinité du sang varie dans le même sens que l'activité organique et que le pigment sanguin; c'est un fait acquis...

Mais, pour expliquer ce parallélisme, nous nous sommes heurtés à de sérieuses difficultés; et, nous avons pu nous rendre compte par la discussion, que c'était aux variations des acides déversés dans le torrent circulatoire qu'il fallait surtout imputer les modifications de de l'alcalinité parallèles à celles des échanges : l'influence des bases, de l'ammoniaque surtout, quoique s'exerçant en une certaine mesure, n'est pas aussi nette, étant parfois même en contradiction avec les faits généraux.

Certains sels, le chlorure de sodium en particulier, ont une action importante sur les oxydations organiques et diminuent les échanges.

Or, nous avons pu le montrer, au début de notre travail, la quantité de chlorure de sodium existant dans le sang des divers animaux est des plus différente.

Alors que les Invertébrés marins, les Crabes en particulier renferment jusqu'à 32 °/₀₀ de sel marin dans leur hémolymphe, le sang de l'Homme n'en contient que 4 °/₀₀ ; et nous observons tous les degrés croissants de la teneur en chlorure de sodium dans l'échelle animale. Le tableau qui suit montre que cette échelle correspond à celle de l'activité des oxydations, comme il a déjà été formulé précédemment.

Invertébrés marins	Astérie :	NaCl dans le sang	= 33 gr.,39 %
	Poulpe ;	»	31 gr.,80 »
	Homard :	»	29 gr.,50 »
	Sélaciens :	»	10 gr.,50 »
	Carpe :	»	6 gr.,13 »
	»	»	4 gr.,50 »

De plus, la pathogénie nous indique une augmentation de la teneur en NaCl du sang dans la plupart des maladies. (Gorup-Besanez. 1880).

Au chapitre III essayant de déterminer les principes qui président pour ainsi dire, à la répartition de l'hémoglobine et de l'hémocyanine chez les animaux nous faisions remarquer le rôle que joue l'hématolyse produite par le chlorure de sodium. Celui-ci, disions-nous, diminue la résistance des érythocytes vis-à-vis des acides ; partant, il n'est pas étonnant de voir dans la série le chiffre hémoglobinique diminuer parallèlement à la teneur en NaCl, d'où la substitution fatale au bas de l'échelle de l'*hémocyanine* qui, elle, n'a point besoin du globule-véhicule à l'hémoglobine.

Nous voyons maintenant ce même chlorure de sodium facteur de la diminution des échanges, conséquemment de l'acidité organique. Il agit donc non-seulement *mécaniquement* sur la répartition qualitative du pigment, mais *physiologiquement* sur sa répartition quantitative.

Faisons remarquer qu'il en est de même de l'urée, Bottazzi (voir chap. III) attribue aux grandes proportions d'urée contenues dans le sang des Sélaciens, en particulier, la forte tension osmotique de celui-ci. D'autre part, nous établissons que l'urée est fonction des oxydations.

Le rapport de causalité entre l'alcalinité du sang et l'urée se trouve être réversible. L'alcalinité du sang croît-elle, c'est-à-dire, avec elle, l'activité des échanges et l'hémoglobine, aussitôt l'urée diminue. — L'urée augmente-t-elle, dans le milieu intérieur, l'hémoglobine diminue dans le globule.

Le parallélisme se peut donc poursuivre rigoureusement entre la quantité de chlorure de sodium, la quantité d'urée, la quantité inverse d'ammoniaque, l'acalinité décroissante et la répartition qualitative et quantitative des pigments du sang.

Nous sommes conduits par là à considérer combien les phénomènes naturels, les lois physiologiques, s'enchaînent et sont étroitement reliés. Le rapport de la causalité entre ces divers facteurs d'ordre parallèle se trouve difficile parfois à déterminer et l'on en vient à se demander si, en voulant expliquer la diminution ou l'augmentation de l'alcalinité du sang par les variations de même sens des oxydations, on ne renverse pas la proposition ?

Certainement, le problème retourné doit être envisagé.

Après Chevreul, (**1825**), il faut considérer la diminution de l'activité organique comme une résultante de la faible alcalinité du sang, de l'acidité du milieu.

Ayant remarqué qu'un grand nombre de matières organiques mises en présence de l'oxygène gazeux résistaient à son action, tandis qu'au contraire elles s'oxydaient rapidement sous l'influence similaire de l'oxygène et d'un alcali, cet expérimentateur avait émis l'hypothèse qu'un phénomème analogue se produisait vraisemblablement dans l'organisme et :

« L'alcali contenu dans le sang, disait-il, n'a-t-il pas d'influence sur la respiration ? Conséquemment, n'y a-t-il pas dans les organes des animaux des corps inorganiques qui ont une activité qu'on est loin de leur accorder ? Si on vient à démontrer la nécessité de l'alcalinité du sang dans la respiration, cela établirait la grande différence entre le sang des animaux et la sève des végétaux qui est toujours acide. »

L'hypothèse de Chevreul devait être vérifiée, et Poehl en **1894** démontrait que, de toutes les substances qui agissent sur la sécrétion de l'urée, la plus intéressante était la spermine dont la plupart des des tissus de l'organisme sont imprégnés.

Or, cette spermine, dans certaines conditions d'alcalinité du sang,

— et seulement lorsque celles-ci sont réalisées, — jouit de la propriété d'activer l'oxydation des produits xanthiques et créatiniques ainsi que des leucomaïnes pour les transformer en urée et les rendre propres à l'élimination.

Par contre, l'abaissement de l'alcalinité du sang, dit Poehl, (**1894**) transforme la spermine soluble en phosphate insoluble : d'où diminution des processus d'oxydation, accumulation de leucomaïnes dans les tissus et autointoxication.

En **1844** déjà, Mialhe, étudiant la pathogénie du diabète, fit la remarque que le sucre contenu normalement dans le sang est brûlé grâce à l'alcalinité de celui-ci, et que, pour peu que l'alcalinité s'abaissât, le sucre n'étant plus détruit, il apparaissait fatalement dans les urines. D'où la conclusion logique du traitement des diabétiques par les alcalis.

Nous savons bien que certains auteurs ont mis en doute l'action des alcalins employés comme moyens thérapeutiques pour augmenter les oxydations organiques.

A côté des travaux de Mayer (**1881**), de Martin-Damourette et Hyades (**1880**), d'Adamkiewiez (**1879**) et surtout de l'école de Bouchard tendant à démontrer l'influence de la médication alcaline sur les « maladies par ralentissement de la nutrition », il y a eu des résultats contradictoires apportés par nombre d'autres auteurs, tels que Stadelman (**1890**), Lapicque (**1891**), Quinquaud (**1891**), etc., etc.

Mais comme le dit Drouin (**1892**, p. 209), il n'y a aucune comparaison à établir entre une loi de physiologie comparée et une action thérapeutique ; et, s'il y a encore bien des incertitudes sur le mécanisme suivant lequel les médicaments alcalins agissent dans les différents cas pathologiques, il n'en est pas moins établi que la diminution des échanges est un résultat de l'acidité du milieu.

Les travaux de Liebig, et plus récemment ceux de Duclaux sont venus à l'appui de la théorie de Chevreul et ont démontré nettement que l'alcalinité du sang favorisait les oxydations.

Faut-il voir dans cette influence de l'alcalinité sur les oxydations organiques le mécanisme de l'*immunité* ?

Behring (**1888**) a attribué à la grande alcalinité du sang du Rat son immunité relative vis-à-vis de la bactéridie charbonneuse, degré de résistance qui, d'après Metchnikoff et Roux, serait de beaucoup exagéré, cependant.

Marcel Labbé (**1902**) disait récemment : « Il existe un rapport entre la réaction du sang et la résistance de l'organisme. Les infections et les intoxications aiguës diminuent l'alcalinité du sang d'une façon passagère si l'infection ou l'intoxication est durable, d'une façon progressive si elle est mortelle. Sans pouvoir affirmer que la réaction alcaline du sang constitue un processus de défense contre l'infection ou l'intoxication, on est amené à constater un rapport entre l'alcalinité du sang et l'immunité. Que l'immunité s'établisse à la suite d'une infection ou qu'elle soit produite artificiellement par inoculation d'antitoxine ou de vaccin, elle est accompagnée d'une augmentation de l'alcalinité du sang.

Pourquoi l'alcalinité est-elle en rapport avec l'immunité ?

Ce n'est point, comme on aurait pu le croire, parce que l'alcalinité augmente directement le pouvoir bactéricide du sang, car il n'y a pas de corrélation entre l'état bactéricide des humeurs et l'état d'immunité.

Est-ce parce que l'alcalinité du sang est elle-même en rapport avec la leucocytose qui représente un des principaux processus défensifs de l'organisme ? »

M. Labbé (**1902**) cite alors un certain nombre d'auteurs, Richter et Loewy (**1895**) en particulier, qui ont voulu établir ce rapport entre la résistance à l'infection, l'hyperleucocytose et l'alcalinité du sang ; et il ajoute :

« Caro a fait la critique de cette opinion en montrant que les injection de spermine, de tuberculine, de pilocarpine qui provoquent une hyperleucocytose ne modifient pourtant que fort peu la réaction du sang. »

Or, nous avons parlé précédemment de l'action oxydante de la spermine, véritable ferment d'oxydation, sur l'organisme : action qui, nous l'avons fait voir, ne s'effectue que si certaines conditions d'alcalinité du milieu sont remplies.

L'hyperleucocytose que signale Caro de la part de la spermine, hyperleucocytose accompagnée d'une légère augmentation de l'alcalinité du sang — augmentation légère, disons-nous, mais nécessaire, par le seul fait de l'action de la spermine sur l'organisme, — cette hyperleucocytose vient à l'appui de l'hypothèse établissant entre la résistance à l'infection, ou plutôt l'immunité et l'alcalinité du milieu, par le seul fait de l'augmentation des oxydations, un parallélisme réel.

Et nous ne saurions mieux terminer notre travail qu'en faisant remarquer combien plus facile, au moins en apparence, serait notre tâche si nous voulions expliquer le parallélisme entre l'alcalinité du sang et le pigment en invoquant comme cause du mécanisme l'action de l'alcalinité du milieu sur les oxydations.

La solution du problème d'ordre inverse que nous avons essayé de chercher nous a fait heurter à de nombreuses difficultés.

Mais, quoi qu'il en soit, nous pouvons accorder à l'influence des acides la plus grande part dans les modifications du titre hémo-alcalimétrique, les bases ne jouant qu'un rôle minime.

Et, que le grand problème du rapport existant entre l'alcalinité du sang et les proportions de pigment soit examiné sous une face ou sous une autre, le mécanisme de l'hyper ou de l'hypoacidité doit être envisagé !

La théorie des diathèses se trouve ainsi généralisée avec toutes ses conclusions dans l'étude des variations hémo-alcalimétriques considérées soit dans la série animale, soit dans les diverses conditions physiologiques, soit dans les différents états pathologiques.

CONCLUSIONS

De l'ensemble des recherches effectuées par nous et dont l'exposé a été fait dans ce travail, nous tirons les conclusions suivantes :

Ch. I. — *1o*. L'alcalinité différente du « milieu extérieur » — que ce soit l'air, l'eau douce ou même l'eau de mer — et du « milieu intérieur » montre que ces deux milieux ne peuvent être confondus et n'ont de commun que la salinité minérale *résultant* de l'osmose.

Ch. II et III. — *2o*. L'hémocyanine est un *pigment respiratoire* qui se substitue à l'hémoglobine :

a — Quand les aliments renferment du cuivre au lieu de fer ;

b — Quand le milieu extérieur introduit du cuivre par osmose ;

c — Quand les échanges respiratoires peu actifs exigent un pigment peu énergique ;

d — Quand l'hématolyse est le résultat de la chloruration du milieu, chloruration qui diminue la résistance des globules vis-à-vis des acides ; ces acides augmentent d'ailleurs dans le même sens que Na Cl.

e — Quand le foie volumineux arrête le fer.

Nota. — Ces conditions ne sont pas nécessairement solidaires, et la réalisation d'une seule d'entre elles ne détermine pas fatalement la présence de l'un ou l'autre pigment.

Ch. IV. — *3o*. Le sang, dans la série animale, est un liquide de fonction chimique acide ; il renferme un excès d'acide carbonique.

Chap. V. — *4o*. Sa réaction apparente alcaline est due, même chez les Invertébrés, à la présence des bi-carbonates et des phosphates alcalins.

Chap. VI. — *5o*. Le seul dosage de l'alcalinité apparente du sang est actuellement pratique et peut être utile.

Nous employons à cet effet le procédé Drouin que nous avons modifié :

a — Par suppression de la pompe graduée laquelle est remplacée par un compte-gouttes titré ;

b — Par l'emploi de papier de tournesol glacé et de sensibilité constante ;

c — Par la suppression du sulfate de soude, agent de dilution.

Chap. VII. — *6*°. L'alcalinité apparente de l'hémolymphe des Invertébrés et du sang des Vertébrés est parallèle à la quantité de pigment sanguin : hémocyanine ou hémoglobine.

Chap. VIII. — *7*°. Ce parallélisme est également manifeste entre l'alcalinité apparente du sang et les pigments respiratoires si l'on fait varier les diverses conditions physiologiques ou pathologiques de l'individu.

Chap. IX. — *9*°. Ce parallélisme est le résultat de l'activité des oxydations qui :

a — Étant faibles, déversent dans le sang des acides, acides gras en particulier, lesquels résultent des combustions incomplètes et abaissent le titre hémo-alcalimétrique.

b — Étant exagérées, aboutissent à la production de CO^2 et augmentent le titre hémo-alcalimétrique par exagération des bicarbonates.

Les bases résultant des oxydations ont peu d'influence sur les variations de l'alcalinité apparente du sang.

En général, l'ammoniaque augmente avec l'activité des échanges et l'urée diminue.

Ch. X. — *10*°. Mais le mécanisme de la production d'ammoniaque sous l'influence des acides fait que souvent l'ammoniaque se trouve dans le sang alors que les échanges sont ralentis. Donc, les variations de l'alcalinité du sang sont surtout dues à l'hyper ou à l'hypo*acidité.*

11°. L'ablation du foie qui supprime l'uropoièse augmente l'alcalinité du sang.

Ch. XI. — *12*°. La densité du sang augmentant en même temps que l'hémoglobine, la concentration du liquide seule suffit à expliquer la plus grande alcalinité constatée dans ce cas.

13°. Non seulement l'alcalinité est facteur de l'activité des échanges, mais le problème inverse est à considérer, et l'influence de l'alcalinité sur les échanges est manifeste.

14°. L'immunité pourrait être considérée comme le résultat d'une grande alcalinité du « milieu intérieur » et de l'activité concomitante des échanges.

15°. L'influence de la diathèse hyperacide invoquée par la pathologie générale se retrouve avec toutes ses conclusions dans l'étude des conditions bio-physiologiques de la série animale ; l'alcalinité du milieu diminue-t-elle, c'est-à-dire, l'acidité croît-elle, parallèlement l'activité des échanges se ralentit, le milieu s'appauvrit en pigment s'enrichit en chlorures ; il y a suractivité fonctionnelle du foie.

OUVRAGES CITÉS

1879. Adamkiewicz. Ueber das Verhalten der Salzsaüre und der fixen Alkalien im Körper der Menschen. (*Arch. f. anal. u. Physiol.*, p. 370-1).

1843. Andral et Gavarret. Recherches sur la quantité d'acide carbonique exhalé par le poumon dans l'espèce humaine. (*Annales de Chimie et de Physique* [3] t. VIII, p. 129).

1897. Aubert. Histoire naturelle des êtres vivants. (*Andre fils, édit., Paris*).

1882. Auerbach. Über die Saürewirkung der Fleischnarung (*Virchow's Arch.*, Bd. XCVIII, p. 512-526).

1899. Bach. La formaldoxime. (*Comptes-rendus Académie des Sciences de Paris*, t. CXXVIII).

1898. Barbera. Un nuovo metodo per déterminare l'alcalinita del sangue (*Bol. de sc. Med. de Bolonia*, t. IX, 7e s.).

1900. Barillé. Phosphates de calcium (*Thèse doct. Pharmacie, Paris*).

1859. Béchamp. Sur les métaux qui peuvent exister dans le sang. (*Montpellier Médical*, t. III, p. 311).

1859. Béclard. Traité de Physiologie, I, p. 421 (*Paris*).

1844. Becquerel et Rodier. Recherches sur la composition du sang dans l'état de santé et dans l'état de maladie (*Paris*).

1854. Becquerel et Rodier. Traité de Chimie physiologique (*Paris*),

1888. Behring. Über der Ursache der Immunitt von Ratten gegen Milzbrand (*Cent. f. Kln. Med.* bd. IX).

1896. Berend. Ueber eine neue klinische Methode zur Bestimmung der Blutalkalescenz und über Untersuchungen der Blutalkalescenz bei Kindern (*Zeitschrif für Heilk. Berlin*, Bd. XVII, p. 351-394).

1895. Berend et Preisich. *Magyar Orvosi Archivum*, (cité par Rigler, 1901.)

1869. Bernard (Claude). Leçons sur les propriétés physiologiques et les altérations pathologiques des liquides de l'organisme, (t. I, p. 412 et suiv. *Paris*.)

1878-9. Bernard (Claude) Leçons sur les phénomènes de la vie communs aux animaux et aux végétaux. (*Paris*).

1867. Bert (Paul). Sur le sang des divers Invertébrés (*Mém. Soc. Sciences phys. et nat. Bordeaux*, t. V).

1876. Berthelot et Longuinine. Sur la neutralité chimique des sels (*Ann. chim. et phys*, 5e série, t. IX).

1886. Blarèz. Sur la détermination de l'acidité absolue des liquides de l'organisme et sur quelques phénomènes relatifs à la satu-

ration de l'acide ortho-phosphorique (*Comptes rendus Académie des Sciences*. t. CIII. p. 264).

1893. Bockmann. Méthodes de recherches chimico-techniques, (*Berlin* 3e édition).

1901. Bohn. L'évolution du pigment, p. 26 et p. 77, note III, (*Paris*).

1891. Bohr. Ueber die Verbindung des Hämoglobins mit Sauerstoff. (*Skandin. Arch. f. Physiol*, b. III, p. 71-100, *Leipzeg*).

1885. Boldi (Dario). L'alcalinita del sangue et della saliva durante la digestione gastrica (*Lo Sperimentale*, t. IX, p. 400-5).

1899. Bidone et Gardeni. Hématies et Hémoglobine de la femme grosse et du fœtus (*Arch. ital. Biologie*, t. XXXII, p. 36).

1895. Bottazzi. L'azote total des globules rouges et son rapport avec l'azote de l'hémoglobine dans différentes classes de Vertébrés (*Arch. ital. Biologie*, t. XXIV, p. 217).

1897. Bottazzi. La pression osmotique du sang des animaux marins (*Arch. ital. Biologie*, t. XXVIII, pl. 61 et p. 161 et 171).

1899. Bottazzi Contribution à la connaissance de l'importance physiologique des substances minérales (*Arch. ital. Biologie* t. XXXI, p. 53 et 54).

1896. Bottazzi et Ducceschi. Résistance des érythrocytes; alcalinité du plasma et pression osmotique dans différentes classes de Vertébrés (*Arch. ital. Biologie*, t. XXVI, p. 112).

1885. Bouchard. Leçons sur les maladies par ralentissement de la nutrition (2e édition, p. 161, *Paris*).

1870. Brouardel. Des gaz du sang dans la variole. (*Union médicale*, 3e série, t X, p. 301-303).

1900. Boutan Les Trachéates (*Zool. descrip.*, *Paris*, t. II, p. 27).

1899. Brandenburg. Ueber die Alkalescenz des Blutes. (*Zeit. f. klin. medic.*, t. XXVI, p. 280).

1868. Brücke (*Sitzungsber. der Wien, Akad* 2e partie, t. LVII p. 20).

1901. Brunazzi. Sulla variazione del alcalinita del sangue durante l'innalzamento febrile della temperatura (*Milano*, p. 214).

1902. Bruntz et J. Gautrelet. Étude comparative des liquides organiques de la Sacculine et du Crabe (*Comptes rendus Acad. des Sciences*, *Paris*. t. CXXXV, p. 319).

1893. Buchanam Sur l'alcalinité des eaux de l'Atlantique et de la Méditerranée. (*Comptes rendus Acad. des Sciences*, *Paris*, t. CXVI. p. 134).

1876. Bunge Analyse des Blutes. (*Zeit. f. Biol. Bd.* t. XII, p. 205).

1881. Burckardt Ueber Veränderungen der Reaction des Blutes bei kramphaften Contractionen der Körpermusculatur. (*Corresp. blatt. f. Schw. Aerzte*, p. 552).

1850-1. Cahen (fils). Recherches expérimentales sur l'alcalinité du sang humain. (*Bull. Acad. Méd.*, t. XV, p. 933-37, et t. XVI, p. 906-8).

1878. Canard. Essai sur l'alcalinité du sang, (*Thèse Méd. Paris*, nº 123).

1884. Cantani Die Reaction des Blutes del Cholera-Kranken. (*Centralblatt. f. die Méd. Wissensch* t. XXII, p 785-786).

1896. Caro Ueber Leukocytose und Blutalkalinitat. (*Zeit. f. klin Med. Berlin*, t. XXX. p. 339-349).

1900. Cavazzani. Contribution à l'hémato-alcalimétrie. (*Arch. ital. de Biologie*, t. XXXIV, p. 79).

1895. Cavazzani et Caconi. Urée dans le sang du fœtus. (*Arch. ital. Biologie*, t. XXIII, p. 133).

1878. Cazeneuve. Revue critique sur les acides et les bases de l'organisme (*Rev. mens. Méd. et Chim.*, t II, p. 457 et 862).

1900. Cazeneuve. Sur la diphénylcarbazide, réactif sensible de quelques composés métalliques. (*Journal de Phys. et Chim.*, 6e série, t. XII, p. 150).

1900. Charrin et Guillemonat Influence des modifications expérimentales de l'organisme sur la consommation du glucose. (*Comptes rendus Acad des Sciences Paris*, 9 juillet, t. CXXXII.

1900. Charrin et Guillemonat Les anémies et les modifications humorales de la grossesse. (*Comptes rendus Acad. des Sciences, Paris*, t CXXXIII, p. 182).

1901. Chatin (J). Organes de nutrition et de reproduction chez les Invertébrés. (*Aide-Mémoire Léauté, Masson, Paris*).

1849. Chevalier et Cottereau. Recherches sur les métaux que l'on rencontre quelquefois dans les corps organisés. (*Ann. Hyg. publ.* t. XLI, p. 347).

1825. Chevreul. De l'action simultanée de l'oxygène et des alcalis sur un grand nombre de substances organiques. (*Mém. du Muséum d'hist. nat.* t. XII, p 367 et 383).

1877. Cloez. Présence normale du cuivre dans le sang des herbivores sauvages (*Bull. Soc. Chirur.*, t. XXVII, p. 196).

1899. Cohadon. Hémo-alcalimétrie. (*Thèse Fac. Méd Lyon*).

1892. Cohnstein. Über die Aenderung des Blut-alcalescenz. (*Virchow's Arch.* t. CXXX, p. 332)

1880. Coranda Ueber das Verhalten des Ammoniaks im menschlichen Organismus. (*Arch. f. exp. Path. und Pharm.*, t XII, p. 76).

1900. Couvreur Note sur le sang d'Escargot. (*Comptes rendus Soc. Biol.*. t. LII, p. 395-396)

1891. Cuénot. Études sur le sang et les glandes lymphatiques dans la série animale. (*Arch. Zool. exp.*, 2e série. t. IX, p. 71 et 73).

1892. Cuénot. Étude physiologique sur les Gastéropodes pulmonés. (*Arch. Biol.*, t. XII, p. 683).

1892. Cuénot. La valeur respiratoire de l'hémocyanine. (*Comptes rendus Acad. Sc., Paris*, t. CXV, p. 1267).

1900-1901. Cuénot. La valeur respiratoire du liquide cavitaire chez quelques Invertébrés. (*Travaux du Laboratoire d'Arcachon*, p. 107).
1806. Cuvier. Sur la Lymnée et le Planorbe. (*Ann, Mus. Hist. Nat.*, t. VII, p 185).
1899. Dastre et Floresco. Recherches sur les matières colorantes du foie (*Steinheil*, *Paris*).
1848. Daubrée. (*Comptes rendus Acad. Sc. Paris*, t. XXVII, p. 27).
1863. Davy. On blood. (*Researches of Physiology and Anatomy*, t. VII, p. 15).
1884. Delage (Yves). Évolution de la Sacculine. (*Arch. Zool. exp.*, 2e série. t. II, p. 417),
1885. Dittmar. Report on researches into the composition of Ocean-Water, collected by H. M. S. Challenger during the years. 1873-1876, Vol. I, Part. II.
1893. Dessèvre. De l'alcalinité du sang dans les états physiologiques et pathologiques. (*Thèse med. Lyon*).
1875. Dreschsel. Über die Oxydation von Glycocoll, Leucin und Tyrosin, sowie über das Vorkommen der Carbaminsaüre im Blute. (*Maly's Jaresb*, p. 66).
1900. Dhéré (Ch.). Dosage du cuivre dans les recherches biologiques. (*Comptes rendus Soc. Biol.*, p. 458, t, LII).
1892. Drouin. Hémo-alcalimétrie. Hémo-acidimétrie. (*Thèse Fac. Méd., Paris,* Steinheil éditeur).
1889. Dubois (R.). Sur la ventilation pulmonaire chez les hibernants. (*Comptes rendus Soc. Biol.* t. I).
1900. Dubois (R.). Le cuivre normal dans la série animale. (*Comptes rendus Soc. Biol.*, *Paris*, t. LII).
1887. Eisig. Capitelliden (*Fauna und Flora des Golfes von Neapel*).
1817. Ermann. (Cité par Hénocque in *Spec. Biol.* t. II, p. 78).
1898. Ferranini et Greco. Nuovo metodo per la alcalimetria del sangue. (*Arch. di med. int. Palermo*).
1898. Fodera et Ragona. Étude sur l'alcalescence du sang. (*Arch. ital. biol.*, t. XXIX, p. 31).
1894. Fodor. Ueber die Alkalizität des Blutes und Infektion. (*Cent. f. Bakt.*, t. XVII, p. 758).
1880. Fœttinger. Sur l'existence de l'hémoglobine chez les Echinodermes. (*Arch. Biol.*, t. I, p. 405).
1865. Forchammer. On the composition of sea water. (*Phil. trans.*, t. CLV, p. 203).
1884. Frerichs. Ueber den Diabeten.
1878. Fredericq. Sur l'hémocyanine (*Comptes rendus Acad. des Sciences de Paris*, t. LXXXVII, p. 996).
1879. Fredericq. Note sur le sang de Homard (*Bull. Acad. Roy Belg*, 2e série t. XLVII, no 5, avril).

1882. Fredericq. Influence du milieu extérieur sur la composition saline du sang chez quelques animaux aquatiques (*Bull. Acad. Roy. Belg.*, t. IV, p. 209).

1885. Fredericq. Influence du milieu ambiant sur la composition du sang des animaux aquatiques (*Arch. Zool. expér. 2e série*, t. III).

1891. Fredericq. Sur la conservation de l'hémocyanine (*Arch. Zool. expér.*. 2e série, t. IX, p. 125).

1892. Fredericq. Sur l'hémocyanine (*Comptes rendus Acad. Sciences, Paris*, t. III, p. 62)

1888. Frémy. Analyse du sang (*Encyclop. chimique*, vol LXXIII, t. IX, 2e section, 1re partie, p. 176).

1880. Garel. Recherches sur l'alcalinité du sang (*Mém. et Comptes rendus de la Soc. de Méd. de Lyon*, t. XX, p. 261-266).

1874. Gautier (A). Chimie appliquée à la Physiologie, la Pathologie et l'Hygiène (t. I, p. 519).

1898. Gautier (A). La chimie de la cellule vivante (*Aide-Mémoire encycl. Masson Gauthiers-Villars*).

1900. Gautrelet (Émile). Spectroscopie critique des pigments urinaires regardés comme normaux (*These doct. Pharmacie, Paris.*)

1894. Gautrelet (Émile). Revue des maladies de la nutrition, p. 435.

1902. Gautrelet (Jean). Des formes élémentaires du phosphore chez les Invertébrés (*Comptes rendus Acad. des Sciences*, CXXXIV, 186-8).

1902. Gautrelet (Jean) et Langlois (J. P.). Variations de la densité du sang pendant la polypnée thermique (*Comptes Rendus Soc. Biol.*, 5 juillet).

1879. Geddes. Sur le fluide périviscéral des Oursins (*Arch. Zool. exp.* 1re série, t. VIII).

1880-1 Geppert. Die Gase des arteriellen Blutes in Fieber (*Zeit. f. Klin. med.*, Band II, p. 354).

1896. Glatzel. Zur Geschichte der Blutalkalimétrie (*Sitz der physik Méd. Soc. in Erlangen*).

1880. Goetgens. Ueber Ammoniak Ausscheidung (*Zeit f. physiol, Chem.* Bd. IV, p. 36).

1880. Gorup-Besanez. Chimie physiologique, t. I, p. 509-532.

1891. Griesbach. Sur le sang des Acéphales (*Arch. f. mikr. anat.* bd. XXXVII).

1891. Griffiths. On the blood of the Invertebrata (*Proc. roy. Soc. of Edimburgh*, t. XVIII, p. 288).

1891. Griffiths. Sur l'achroglobine, nouvelle globuline respiratoire (*Comptes rendus Acad. des Sciences de Paris*, t. CXV, p. 252.).

1892. Griffiths. Sur l'hémérythrine, pigment respiratoire contenu dans le sang de certains Vers (*Comptes Rendus Acad. des Sciences de Paris*, t. CXV, p. 669).

1890. Grœber. Zur klinischen Diagnostic der Blutkrankheiten (*Arbeiten aus dem Méd. Klin. Instit. der Ludwig, Maxim Universit. zu München*, Bd. II, p. 289-355).
1892. Gumlich. Ueber die Ausscheidung des Stickstoffs in Harn (*Zeit. f. ph. Ch.* t. XVII, p. 10).
1885. Halliburton. On the blood of Crustacea (*Journal of Physiol.* t. VI, p. 301-335).
1900. Hladick. Zur Kentniss der Alkalescenz in kleinen Blut-mengen (*Zeits f. klin. Méd. Berlin*, t. XXXIX, p. 194-201).
1880. Hallerworden. Über Ausscheidung von Ammoniak im Urin bei pathologischen Zuständen (*Arch Physiol. pathol.* t. XII, p. 237).
1893. Hamburger. Sur une propriété nouvelle des hématies (*Revue génér. des Sciences appliquées*, 30 janvier).
1892. Hammerschlag. Eine neue Methode zur Bestimmung des specifischen Gewichtes des Blutes. (*Maly's Jahresb*, Bd XXII, p. 128).
1888. Hanriot et Richet. Influence des différentes alimentations sur les échanges gazeux respiratoires (*Comptes rendus Acad. Sciences*, t. CVI, p. 496).
1886. Hanriot et Richet, Influence du travail musculaire sur les échanges chimiques respiratoires (*Comptes rendus Acad. des Sciences*, *Paris*, t. CIV, p. 1865-69).
1887. Hanriot et Richet. Relations du travail musculaire avec les actions chimiques respiratoires (*Comptes rendus Acad. des Sciences, Paris*, t. CV, p. 76 et 79).
1883. Hanriot et Richet. Des échanges respiratoires chez l'homme (*Travaux du Laboratoire de Physiologie*. t. I, p. 471-531).
1847. Harless. Ueber das blaue Blut einiger wirbellosen Thiere und dessen Kupfergehalt. (*Arch. f. Anat. und Physiol*, p. 148).
1899. Haycraft et Williamsom. Methode zur quantitativen Bestimmung der Alcalescenz des Blutes (*Cent f. Physiol*, t. III, p. 222-223).
1892. Heim (F). Études sur le sang des Crustacés décapodes. (*Thèse Paris*, *Fac. des Sciences*).
1902. Henri (V). La dissociation électrolytique et la mesure de l'alcalinité du sang (*Revue gén. des Sciences*, 15 avril).
1895. Hénocque. Spectroscopie biologique, (*Encyclop. des aide-mémoire Léauté, Masson*, *Gauthiers-Villars*, t. II).
1889. Hénocque. De la quantité d'oxyhémoglobine chez les diabétiques (*Arch. de Physiol. norm. et path.*, nº 1).
1901. Henze (M). Zur Kenntniss des Hämocyanin's (*Hoppe-Seyler's Zeitsch f. physiol. Chem.*, Band XXXIII. p. 370-381).
1900. Höber. Ueber die Hydroxylionen des Blutes (*Pflügers Arch.* p. 522).

1885. HOWELL. Chemical composition and the coagulation of the blood of *Limulus*, *Callinectes* and *Cucumaria* (*John. Hopk.. Univ.* t V).

1887. HUGOUNENQ. De la présence de l'acide B. oxybutyrique dans le sang diabétique. (*Soc, Biol.*, 19 mars, IV, p. 161, 8e série).

1896. HUTCHISON (Robert). The clinical estimation of the alcalinity of the blood. (*The Lancet*, 7 mars).

1880. HYADES. Sur quelques effets effets nutritifs des alcalins à doses modérées. (*Journal de Thérapeutique*, t. II, p. 441).

1889. JACOB. Cité par Peiper. (*Arch. f. Pathol. Anat. und Physiol.* Bd. CXVI).

1888. JAKSCH (Von). Über die Alkalescenz des Blutes bei Krankheiten. (*Zeit. f. klin. Med. Berlin*, t. XIII, p. 350 et suivantes).

1889. JEFFRIES (John). The reaction of the blood. (*The Boston med. and surgic. Journ.*, t. CXX, p. 503-517).

1901. JÉGOU. L'acidité urinaire. Son dosage. (*These Doctorat Pharmacie, Bordeaux*).

1877. JOLYET et REGNARD. Recherches physiologiques sur la respiration des animaux aquatiques. (*Arch. Physiol.* 2e série, t. IV, p. 44 et 584 et suivantes.)

1887. JOLYET, BERGONIÉ et SIGALLAS. Échanges gazeux pulmonaires dans la respiration de l'homme. (*Comptes rendus Acad. Sciences Paris* t. CV, p. 380-383).

1901. JOULIE. Urologie pratique et thérapeutique nouvelle. (*O. Doin. éditeur, Paris*).

1896. KARFUNKEL. Zur Blutalkalescenzbestimmung am Krankenbett. (*München med. Wochensch.*, t. XXXIII, p. 670-674).

1890. KLEMPERER et KRAUSS. De l'alcalinisation du sang dans le traitement de la fièvre. (*Semaine médicale* : p. 155).

1890. KRAUSS. Ueber die Alkalescenz des Blutes. (*Arch. f. exp. Path. und. Pharm.* t. XXVI, p. 186-222).

1880-1881. KRUKENBERG. Vergleichend physiologischen Studien. — Experimentälle Untersuchung. (*Zweite Reihe*, t. I, II, III, Abteilung. *Heidelberg*).

1865. KÜHNE (W). Ein einfaches Verfahren die Reaction hämoglobinhaltiger Flüssigkeiten zu prüfen. (*Arch. f. pathol. Anat. und, Physiol*, t. XXXIII, p. 95 et 96).

1864. KÜHNE et STRAUCH. (*Centralblatt für die med. Wissensch.*, p. 561 et 577).

1902. LABBÉ (M.). Les variations de l'alcalinité du sang. (*Presse médicale*, 18 octobre).

1891. LAGRANGE (F.). De l'exercice chez les adultes. (p. 163, *Paris*).

1891. LAMBLING. Article Ammoniaque (V. *Dict. Richet*, p. 416.)

1895. LAMBLING. Le sang et la respiration. (*Encycl. chim. de Frémy*, t. IX, 2e série, 2e fascicule, IIIe partie).

1885. Landois. Real Encyclopedie der gesamten Heilkunde (*Art. Blut*).

1892-1893. Landois. Traité de Physiologie. (*Traduction française de Moquin Tandon. Paris*).

1873. Lankester. A contribution to the knowledge of hemoglobin. (*Proc. Roy. Soc.*, vol. XXI, p. 70).

1891. Lapicque. Note sur l'action des alcalins. (*Comptes rendus, Soc. Biol*, t. III, p. 464, 9e série).

1894 1895. Lapicque. Sur le dosage du fer dans les recherches physiologiques. (*Thèse Fac. méd. Paris*, t. XX).

1874. Lassar. Zur Alkalescenz des Blutes (*Arch. f. die gesammte Physiologie*, t. IX, p. 44).

1884. Latschemberger. Der Nachweiss und die Bestimmung des Ammoniaks in thierischen Flüssigkeiten. (*Jahres Physiol.* Bd. XIII, p. 408).

1900-1902. Laulanié. Éléments de Physiologie. (*Asselin et Houzeau, Paris*).

1873. Lefort. Traité de Chimie hydrologique. (*Paris*).

1888. Lejars. Des anémies.

1878. Leichtenstern. Üeber das Hämoglobingehalt des Blutes. (*Leipzig*).

1878. Lépine. Note sur la détermination de l'alcalinité du sang chez l'homme. (*Comples rendus Soc. Biol. Paris*, 6e série, t. V, p. 84-86).

1880. Lépine. Sur l'alcalinité du sang à l'état physiologique et dans quelques maladies. (*Revue mens. méd. et chir.*, t. IV, p 946 et 949).

1897. Lépine et Marty. Dosage de l'alcalinité du sang. (*Soc. méd. de Lyon*, 19 juillet),

1899. Lépinois. Étude des principales préparations organothérapiques. (*Thèse doct. Pharmacie, Paris*).

1868. Liebreich. Eine Methode zur Prüfung der Reaction thierischer Gewebe. (*Berich. d. Deutsch. chem. gesels*, B. 1, p. 48).

1888. Lloyd (Jones). Ueber die Schwankungen im spectifischen Gewichte des Blutes beim Gesunden. (*Maly's Jam*, t. XVIII, p. 83).

1891. Lœvy. Über dem Einfluss einiger Schlafmittel auf die Erregbarkeit des Athemcentrums nebst Beobachtungen über die intensität des Gaswechsels im Schlafe beim Menschen. (*Berlin. klin. Wochen*, t. XXVIII, p. 434).

1891. Lœwy. Die Wirkung ermüdender Muskelarbeit auf den respiratorischen Stoffwechsel. (*Pflüger's Arch.* Bd, XLIX, p. 785).

1894. Lœwy. Üeber die Alkalescenzverhältnisse des menschlischen Blutes in Krankheiten. (*Cent. f. Med. Wiss.*, t. XXXIII p. 785.)

1894. Lœwy. Untersuchungen über Alkalescenz des Blutes (*Pflug. Arch*, p. 462).

1895. Limbeck et Steindler. Über die Alkalescenz-Abnahme des Blutes im Fieber. (*Cent. f. klin Med.*, nr 97).

1901. A. Lumière. L. Lumière et Barbier. Sur le dosage de l'alcalinité du sang. (*Comptes rendus Ac. Sc.*, t. C. XXXIII, p. 692).

1850. Malaguti. Durocher et Sarzeau. Recherches sur la présence du plomb, du cuivre et de l'argent dans de l'eau de mer. (*Annales de Chimie et Phys.* 3e série, t. XXVIII, p. 129.)

1882. Maly. Ueber das basensaüre Verhältniss in Blutserum. (*Sitzunsbeichte der kaiserlichen Akad. der Wissensch*, t. LXXXV.)

1895. Manca. Influence de la fatigue musculaire sur la résistance des globules rouges. (*Archives ital. Biol.*, t. XXIII, p. 317).

1874. Marcet (W.). Cité par Ch. Robin. Leçons sur les humeurs.

1889. Martin-Damourette. Note sur quelques effets nutritifs des alcalins à doses modérées sur l'homme. (*Journal Thérap.*, t. XII, p. 411).

1881. Mayer. Ueber den Einfluss der Natronsalze auf den Eiweissumsatz im Thierkorper. (*Zeit. f. klin, Med*, t. III, p. 82.)

1902. Marchesini. Sur la recherche de l'alcalinité du sang. (*Bollet. della Soc. Zool. ital.* 2e série, t. III, no 1-3).

1848. Melsens. De l'absence du cuivre et du plomb dans le sang. (*Annales de Chimie.* 3e série, t. XXIII, p. 358.)

1881. Merezowski. Sur la tétronérythrine dans le règne animal et sur son rôle physiologique. (*Comptes rendus Acad. des Sciences, Paris,* t. XCIII, p. 1029).

1857. Meyer. Die Gase des Blutes, (*Dissert. inaug. der Fac. Med. Wurtzburg. Gottingen*).

1883. Meyer (Hans). Studien über die Alkalescenz des Blutes. (*Arch. f. expér. Path. und Pharm.*, t. XVII, p. 304.)

1848. Millon. De la présence normale de plusieurs métaux dans le sang de l'homme. (*Annales de Chimie,* 3e série, t. XXIII. p. 372).

1886. Minkowski. Ueber den Einfluss der Leberextirpation auf den Stoffwechsel. (*Archiv. Ph. und Path.*, t. XXI, p. 41-87).

1890. Minkowski. (*Zeit. f. Heilkunde,* t. X).

1878. Möller. Kohlensäureausscheidung des Menschen bei verkleinerter Lungenoberfläche. (*Zeit. f. Biol.*, t. XIV, p. 542).

1852. Moquin-Tandon. Observations sur le sang de Planorbe. (*Annales des Sciences naturelles.* 3e série, t. XV, 145.)

1844. Morren. Sur les gaz que l'eau de mer peut tenir en dissolution. (*Annales de Chimie et Phys*, t. XII, p. 5).

1879. Mossler. Ueber die Reaction des Leukamischen Blutes. (*Zeit. f. Biologie,* t. VIII, p. 147).

1890. Mosso. Ueber verschiedene Resistenz der Blütkörperchen bei verschiedenen Fischarten. (*Tageblatt der 62 Versammlung Deutscher Naturforscher und Aerzte. Heildelberg*).

. Muller et Schlossberger. (*Annales Chem. und Pharm.*, t. II, p. 86).

1885. Münn (Mac). On the chromatology of the blood of some Invertebrates. (*Quarterly, Journal mic. Sc.*, t. LXXV.)

1889. Münn (Mac). Contribution to animal chromatology. (*Quarterly. Journ. mic. Sc.*, t. XXX).

1895. Münn (Mac). Animal chromatology. (*Proceedings Birmingham Philosophical Society. Journal of. mic. Sc.*, 27 sept.)

1875. Munk. Ueber die Harnstoffbildung in der Leber. (*Pflüger's Arch.*, t. XI, p. 100).

1886. Mya et Tassinari. Variations de la réaction alcaline du sang veineux dans les maladies. (*Arch. per Sci. med.*, t. IX, p. 402).

1896. Nencki, Pawlow et Zaleski. Sul contenuto di ammoniaco del sangue e degli organi. (*Rif. méd.*, t. I, p. 265).

1901. Nencki et Zaleski. Ueber die Bestimmung des Ammoniak in thierischen Flüssigkeiten und Geweben. (*Zeit. f. phys. Chem.*. t. XXXIII, p. 193-209).

1890. Neubauer et Vogel. Analyse des Harns. 9e édition, par Huppert et Thomas, (*Wiesbaden*, p. 27 et p. 458).

1893. Noorden (von). Pathologie des Stoffwechsels. (*Berlin.*)

1887. Noorden (K.). Magensaftsecretion und Blutalkalescenz. (*Arch., f. exp. Path. und Pharm.* t. XII, p. 325-336).

1885. Otto (G.). Untersuchungen über die Blutkörperchenzahl und den Hämoglobingehalt des Blutes. (*Pflüger's Archiv*, t. XXXVI, p. 12.)

1889. Peiper. Recherches sur l'alcalinité du sang normal et pathologique. (*Wirchow's Arch.*, t. CXVI, p. 337).

1864. Pflüger. Ueber die Kohlensaüre des Blutes. (*Bonn.*, p. 11.)

1874. Pekelharing. Ueber die Harnstoffbestimmung. (*Arch. f. d. ges., Phys.*. t. XI, p. 602-605).

1898. Pembrey et Gürber. Ueber Einfluss der Blutentziehung und Transfusion auf den respiratorischen Gaswecksel. (*Journ. Phys.*, n° 15).

1856. Picard. De la présence de l'urée dans le sang. (*Thèse Strasbourg.*)

1893. Porge. De l'activité de réduction de l'oxyhémoglobine dans les tissus vivants.

1894. Poehl. Augmentation de l'alcalinité du sang par les eaux minérales. (*Bull. Soc. Chimie*, t. XII. p. 164).

1859. Poiseuille et Gobley. Recherches sur l'urée. (*Comptes rendus Acad. Sciences, Paris*, t. XLI, p. 164).

1871. Preyer. Die Blutkrystalle. (*Jena.*)

1900. Pruvot. Néomeniens. (*Zoologie descriptive*, t. II, chap. XXVIII, p. 327-339).
1846. Quatrefages. Sur le *Planorbis imbricatus*. (*Journal de l'Institut*, t. XIV, p. 4).
1880. Quinquaud. Chimie pathologique. (*Paris.*)
1891. Quinquaud. De l'action des alcalins sur la nutrition. (*Semaine médicale*, 4 nov.).
1899. Quinton (R.). L'invertébré marin fermé anatomiquement au milieu extérieur lui est ouvert osmotiquement. (*Travaux du lab. d'Arcachon*, p. 271).
1900. Quinton. L'eau de mer milieu organique. (Communication faite au *XIII*e *Congrès de médecine*).
1873. Rabuteau et Papillon. Observations sur quelques liquides des organes des Poissons, Crustacés et Céphalopodes. (*Comptes rendus Acad. Sciences Paris*, t. LXXVII).
1884. Raimondi. Della alcalescenza del sangue. (*Ann. univ. del Med.*, vol. CCLXIX, p. 3-41).
1838-9. Rainy. Urea in the blood in Cholera. (*London, med. gaz.* vol. I, p. 518).
1902. Ramsden. On some new properties of urea (*British med. Journ*, 13 sept., p. 782).
1992-3. Ray-Lankester. A contribution to the knownledge of hemoglobin (*Proc. Roy. Soc.*, p. 21).
1884. Reale (Nicola). Uno metodo pratico per esaminare la reazione chimica del sangue (*Journal di Farmacia*, no 33).
1891. Regnard. La vie dans les eaux, p. 37 (*Paris*).
1883. Regnard et Blanchard. Présence de l'hémoglobine dans le sang des Crustacés brachiopodes (*Bull. Soc. Zool. France*, t. VIII, p. 136).
1849. Regnault et Reiset. Recherches chimiques sur la respiration (*Ann. chim. et phys.*, (3) t. XXVI).
1885. Renzi (de) et Marotta. Reaction chimica del sangue (*Riv. clin. et ther.* t. VII. p. 268-271).
1879. Richet (Ch.). Le sangde langouste (*Progrès médic.* t. VII. p. 601).
1893. Richet (Ch.). Echanges respiratoires chez le chien (*Travaux du labor. de Physiol.*, t. I, p. 531-548).
1893. Richet (Ch.) Combustions respiratoires chez les Oiseaux (*Trav. du lab. de Phys*, t. I, p. 574-588).
1893. Richet. (Ch.) De la mesure des combustions respiratoires chez les Mammifères (*Trav. du lab de Phys.*, t. I, p. 560-574).
1881. Richet et Moutard-Martin. Contribution à l'action physiologique de l'urée et des sels ammoniacaux (*Comptes rendus Acad. Sciences, Paris.* t. XCI, p. 465).
1895. Richter et Lœwy. (*Deut., Med. Wochen.* n° 33).
1901. Rigler (Gustav von). Das Schwanken der Alkalinität des Ge-

samtblutes und des Bluteserum bei verschiedenen gesunden und kranken Zuständen (*Centralblatt für Bacteriol u. Parasit.*, XXX, n° 22, 23, 24, 25).

1901. Robin (A) et Binet. La prophylaxie de la tuberculose pulmonaire par la connaissance de son terrain (*Arch. pharmacodyn. Bruxelles-Paris*, t. IV, p. 181-190).

1899. Rodier. Observations et expériences comparatives sur l'eau de mer, le sang et les liquides intérieurs des animaux marins (*Trav. du labor. d'Arcachon*, p. 103).

1862. Rollett. Zur Kenntnis der Verbreitung des Hœmatins. (*Sitz ber. der Kaiserl. akad. der Wiss. Wien.* t. XLVI.)

1887. Rübner. Beitrage zür Physiologie (*Zeit. Z. Ludwig*, p. 79).

1843. Rossignon. Du cuivre contenu dans les organes (*Ann. Hygiène et Médecine légale*, t. XXX, p. 453).

1891. Rumpf. Recherches sur l'alcalinité du sang dans les maladies. (*Centralb f. klin. Med.* n° 24).

1877. Salkowski. Ueber den Vorgang der Harnstoffbildung in Thierkörper und den Einfluss der Ammoniaksalze auf denselben. (*Zeit. f. phys. Chem.* t. I. p).

1876. Samson (A.). Recherches expérimentales sur la respiration pulmonaire chez les grands Mammifères domestiques. (*Journal d'Anat. et Phys.*, t. XII, p. 225).

1882. Schœfer Une méthode simple pour montrer la réaction alcaline du sang. (*Journal of. Phys.*, t. VIII, p. 292).

1890. Schröder. Harnstoffbild der Haifische. (*Zeit. f. phys. Chem.*, t. XIV, p. 576).

1894. Schultz-Schultzenstein. Vorlaüfige Mittheilung über eine neue klinische Methode. (*Centralb. f. die med. Wissen*, t. XXXXVI).

1866. Sertoli. (*Hoppe-Seyler's med. Chem. Unters.*, 3e partie, p. 350).

1875. Sestchenow. Ueber die Absorption der Kohlensaüre durch Lösungen von neutralen phosphorsauren Natron. (*Centrabl. f. d. med. Wissen*, p. 35).

1893. Sherington et Copeman. Variations expérimentales produites dans le poids spécifique du sang. (*Journal. of. Phys.*, t. XIV, p. 52).

1871. Speck. Untersuchungen über Sauerstoffverbrauch und Kohlensäureathmung der Menschen.

1890. Stadelmann. Ueber den Einfluss der Alkalien auf den menschlichen Stoffwechsel. (*Berlin Klin. Wochen*, n° 23, p. 512).

1858. Stœdeler et Frerichs. Über das Vorkommen von Harnstoff, Taurin und Scyllit in den Organen der Plagiostomen. (*Journal f. Prakt. Chemie*, Bd. LXXIII, p. 48).

1842. Steinberg. Untersuchungen der Blutes eines am abdominal Typhus verstorbenem. (*Journal für prakt. Chemie*, Bd. XXV, p. 386).

1887. Sticker et Curt-Hübner. Über Wechselbeziehungen zwischen Secreten und Excreten des Organismus. (*Zeit. f. klin. Med.*, t. XII).

1896. Strauss. Über das Verhalten des Blutalkalescenz des Menschen unter einiger physiologische und pathologische Bedingungen. (*Zeitf. klin Med*).

1871. Subbotin. Ueber den Einfluss der Nahrung auf den Haemoglobingehalt des Blutes. (*Maly's Jahres...* t. I, p. 73).

1737-1738. Swammerdam. Biblia naturæ, (t. II, p. 189).

1891. Swiatecki. Sur l'alcalescence du sang concentré par l'action des fortes doses de sulfate de sodium. (*Bull. Soc. Chim.*, t. V, p. 830).

1895. Tausk's. (*Magyar orrosi Archivum*, cité par Rigler, 1901).

1889. Tenison Woods. On the anatomy and life history of Mollusca peculiar to Australia. (*Proc. Bc. Soc.*, nº I).

1843. Vierordt. (*Wagner's Handworterb d. Physiol.*, t. II, p. 883. D'après Lambling, 1895, p. 355).

1880. Voit et Chalnet. (D'après Gamgee in *Physical. Chemistry*).

1877. Walter (F.). Untersuchungen über die Wirkung des Saüren auf den thierschen Organismus. (*Arch. f. exp. Path. und Pharm.*, t. VII. p. 148-178).

1888. Williams. The red fluid emitted by *Planorbis corneus*. (*Journ. of Conchol.*, t. V).

1891. Winternitz. Beiträge zur Alkalinität des Blutes. (*Zeit. f. Physiol. Chemie.*, t. XV, p. 505-513).

1876. Wiskemann. Hämoglobingehalt des menschlichen Blutes. (*Zeit. f. Biol.*, t. XII, p. 434).

1877. Worm-Müller. Ueber das Verhältniss zwischen der zahl der Blutkorperchen... (*Maly's Jahr.* p. 102).

1859. Würtz. L'urée dans le chyle et dans la lymphe. (*Comptes rendus Acad. Sc., Paris*, t. XLIX, p. 52).

1896. Zaner (Giusto). Sur la résistance du sang fœtal. (*Arch. ital. biol.*, t. XXV, p. 57).

1867. Zuntz. Ueber den Einfluss des partiardrucks der Kohlensaüre auf die Vertheilung dieses Gases im Blute. (*Cent. für. d. med. Wissen*, p. 529).

TABLE DES MATIÈRES

LA SPERMATOGÉNÈSE D'ÉTÉ

CHEZ

LE CYBISTER ROESELII

PAR

D.-N. VOINOV

Professeur à la Faculté des Sciences de Bucarest

Avant de décrire la spermatogénèse du *Cybister Rœselii*, je dirai quelques mots sur l'anatomie et la structure de son appareil génital.

APPAREIL GÉNITAL

I. — ANATOMIE

L'appareil génital se compose des trois parties suivantes (texte, fig. 1) :

1° Les testicules avec les épididymes et le canal déférent ;

2° Les ectadénies,

3° Le canal éjaculateur.

Les testicules sont deux corps longs, ovoïdes et aplatis, ayant un centimètre de longueur et une couleur jaunâtre. Ils sont entourés par une membrane transparente, formée par du tissu adipeux, à travers laquelle on voit les circonvolutions du tube testiculaire. La pointe terminale de la glande sort du peleton ; elle se continue par un filament fin, qui fixe le testicule dans la cavité abdominale.

De l'extrémité postérieure de la glande génitale sort le canal, lequel, après un parcours de deux millimètres environ, pénètre dans la

deuxième région, nommée épididyme par Dufour. L'épididyme est un organe globuleux, de couleur jaunâtre, presque orangée. Le tissu adipeux du testicule se continue sur l'épididyme, lui formant une enveloppe plus complète encore, à laquelle est due la couleur orangée.

Le canal déférent, qui sort de l'épididyme et s'ouvre dans l'éctadénie, est plus long (environ 3mm. 5 de longueur) et plus gros que le canal qui sort du testicule. Il y a une différence de structure entre les deux canaux. Le canal déférent s'ouvre à la base de l'éctadénie correspondante, à côté de l'orifice du canal déférent opposé, et dans la région où les deux éctadénies se sont rapprochées l'une de l'autre (texte, fig. 1).

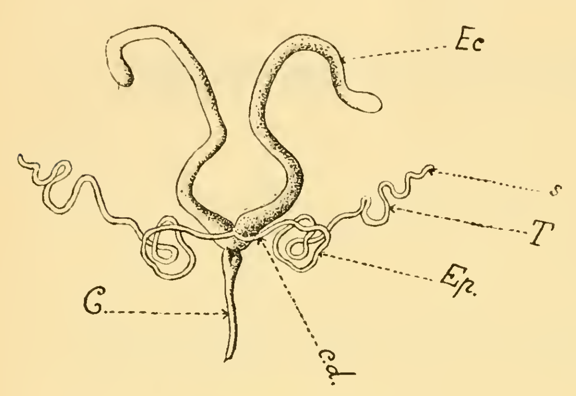


Fig. 1. — Appareil génital mâle du *Cybister Roeselii* (schématique).

Ec, ectadenie; *T*, testicule; *s*, extrémité terminale du testicule; *Ep*, épididyme; *c. d*, canal déférent; *G*, canal éjaculateur.

Les éctadénies sont simples, sans aucune différenciation, longues d'environ 4 cm. 5 et un peu renflées aux extrémités libres, où leur paroi est plus molle et plus translucide. Le canal éjaculateur a une longueur d'environ 6mm.

Outre le tissu adipeux, il y a encore les trachées qui servent à fixer le testicule et l'épididyme et qui les forcent à garder la forme pelotonnée.

En déroulant avec précaution le canal génital, on voit qu'il est simple mais pelotonné en deux régions : l'une distale le testicule, et l'autre proxinole l'épididyme.

La longueur de la portion testiculaire est de 20 à 22 cm. environ, et présente trois régions successives. La région terminale, la plus courte, est occupée par les spermatogonies; vient ensuite, une région mince, longue de 14 cm., et enfin la troisième région, longue d'en-

viron 7 cm., qui est la plus volumineuse. L'augmentation du diamètre de cette dernière région correspond à la zone de transformation des spermatides en spermatozoïdes. Sur les coupes, on voit qu'à cet endroit, les cavités folliculaires sont agrandies et les parois des follicules très tendues ; la paroi du tube testiculaire a le même aspect, et son épithélium présente des signes évidents d'épuisement, parce qu'il prend une part active à la nutrition des spermatozoïdes.

Les ramifications trachéennes sont plus abondantes sur la première moitié du tube testiculaire, ce qui rend son déroulement plus difficile. Le canal qui sort de la glande testiculaire conserve le diamètre de la dernière région du testicule.

La longueur totale de l'épididyme dépasse celle du testicule ; elle est de 30 à 34 cm. L'épididyme présente deux régions ayant un diamètre différent. La première, qui suit immédiatement le testicule, longue d'environ 16 cm., est la plus mince de toute la glande génitale ; pourtant elle est très résistante à la traction. La partie suivante est plus épaisse, longue de 18 cm. environ, augmente progressivement de diamètre et se continue avec le canal déférent. L'épididyme se déroule plus facilement que le testicule, puisque les ramifications trachéennes sont moins abondantes à sa surface.

On voit donc que le canal génital, à partir de son extrémité distale, testiculaire, jusqu'à son point d'ouverture dans l'ectadénie, a une longueur approximative de 50 cm. Cette longueur colossale donne une idée suffisante de l'activité séminale extraordinairement intense de ces animaux.

On trouve rarement le testicule et l'épididyme également développés, à la même époque. Ordinairement, lorsque le testicule est volumineux, gorgé d'éléments séminaux, l'épididyme est de volume réduit et vice-versa. Ceci est dû aux rapports physiologiques qui existent entre les deux organes. Les spermatozoïdes se forment à l'intérieur du testicule, mais ce n'est pas là qu'ils atteignent leur développement complet ; ils sont poussés dans l'épididyme, où se passent des phénomènes importants. Je ne connais pas le temps

exact du séjour d'une génération de spermatozoïdes dans l'épididyme. Toutes les fois que j'ai examiné l'épididyme, je l'ai trouvé plein de spermatozoïdes, jamais complètement vide; les spermatozoïdes restent donc dans l'épididyme jusqu'au moment de la fécondation. Mais la même chose ne se constate pas pour le testicule. A certaines époques, on n'y trouve pas de spermatocytes, donc ni des spermatides, ni des spermatozoïdes; plus de la moitié est vide et seulement la portion distale est pleine de spermatogonies. A ce moment le testicule est réduit en volume et aplati; c'est au mois de mars que je l'ai trouvé dans cet état, tandis qu'au mois de juin, il est en pleine activité sexuelle, et contient la série complète des éléments séminaux.

II. — STRUCTURE HISTOLOGIQUE

La paroi du tube génital mâle (ce tube est long approximativement d'un demi-mètre) présente quatre structures différentes, deux pour la région testiculaire et deux pour l'épididyme; la structure du canal déférent est une accentuation de celle qu'on trouve dans la dernière portion de l'épididyme. Ces quatre structures successives ont toutes comme origine un épithélium simple, auquel s'ajoutent, suivant les régions, des enveloppes externes et internes.

1° Le Testicule. — En parlant du testicule, nous avons dit, qu'il peut être divisé en trois régions. Cette division n'était nullement basée sur la structure, mais seulement sur le diamètre différent que présente l'organe en pleine activité.

La paroi du testicule étant très élastique, beaucoup plus élastique que celle de l'épididyme, se tend, et le testicule augmente son diamètre sous la pression interne des éléments qui se multiplient et croissent rapidement; et vice-versa, il se rétracte, et réduit son diamètre de moitié, lorsqu'il est vide. Dans ce dernier cas, sa paroi est ondulée, presque froncée et la cavité très réduite.

Si l'on en étudie la structure, l'on trouve deux aspects différents; l'un, appartenant au testicule proprement dit, l'autre à la courte

portion, intermédiaire, entre le testicule et l'épididyme. Cette dernière structure apparaît déjà dans le testicule; il en est de même pour la structure du canal déférent qui se trouve déjà esquissée dans la dernière région de l'épididyme.

La structure de la partie testiculaire proprement dite, est formée (fig. 15, 18, 27, 28) par :

a) un épithélium

b) une membrane élastique.

L'épithélium (*ep*) est simple, sans limites cellulaires, ce qui facilite beaucoup l'élasticité de la paroi. Il paraît plus épaissi et moins régulier en quelques endroits; ceci est une simple apparence due à son état d'extension. C'est aussi cela qui fait que les noyaux sont plus rapprochés en certains endroits, même entassés les uns sur les autres, tandis qu'en d'autres ils sont plus espacés. Cet épithélium est traversé par des ramifications trachéennes nombreuses, qui pénètrent probablement dans la cavité testiculaire.

Il est certain que l'épithélium du testicule prend une part active et directe à la nutrition des éléments séminaux. L'existence de cette fonction trophique est prouvée par la présence des nombreux leucocytes, chargés de gouttes de graisse, qui se trouvent collés sur la face externe ; par les lamelles adipeuses, dont le dépôt nutritif présente des indices évidents d'assimilation et enfin par les gouttelettes de graisse que j'ai vues dans l'épithélium même. Il est curieux de constater que les gouttes de graisse sont conservées non seulement sur les préparations fixées au liquide de Flemming, mais aussi sur celles fixées avec le liquide de Lenhossek, au chlorure de platine, qui ne contient pas du tout d'acide osmique. Je n'ai aucun doute cependant qu'elles ne soient de nature graisseuse, car elles ont le même aspect que les gouttes du tissu adipeux voisin.

Enfin, l'observation suivante montre, encore plus, le rôle nutritif de l'épithélium. Tandis que dans la région des spermatogonies, il a un aspect normal, dans la région des spermatocites et des spermatides, et surtout dans les endroits où ces cellules se fusionnent et

dégénèrent pour former des boules nutritives, l'épithélium paraît complètement épuisé. Il est criblé par de nombreuses vacuoles qui réduisent le cytoplasme, et ses deux bords, interne et externe, s'éloignent et se séparent (fig. 27, 28).

La membrane élastique (fig. 15, 18, 27, 28, *me*) double la face interne de l'épithélium. Elle a donc une situation intermédiaire, entre l'épithélium et le contenu testiculaire. Elle ne doit pas être considérée comme une simple basale, comme une annexe histologique de l'épithélium (opinion de Bordas), car elle est complètement indépendante, et a sur sa face externe une rangée de petits noyaux ovales, (fig. 27, 28, *n. ov.*).

Cette membrane, transparente et élastique, est sûrement le résultat de la transformation d'une couche cellulaire, représentée par ces noyaux ovales, qui sont beaucoup plus petits que ceux de l'épithélium. Quand la cavité testiculaire est pleine d'éléments séminaux, elle est parfaitement collée à leur surface et difficile à distinguer, car elle est tendue, presque sans ondulations, entre le contenu testiculaire et la paroi épithéliale. Mais quand le testicule est vide, cette membrane se resserre plus que l'épithélium, et s'en éloigne beaucoup, formant à l'intérieur de la cavité de nombreux plissements.

Cette membrane est caractéristique pour la structure testiculaire proprement dite, car elle n'existe plus dans la deuxième région. Elle est continue jusqu'à l'extrémité libre du testicule, et on ne peut découvrir son mode de formation, sur le testicule adulte. On la trouve pendant l'hiver avec les mêmes caractères que dans les testicules d'été. Je ne puis dire ce qu'elle devient, ni quel rôle elle a dans la spermatogénèse. Elle sert probablement à raffermir la paroi testiculaire et à former une surface interne lisse, sur laquelle les produits séminaux peuvent glisser facilement dans leur route vers l'épididyme. Quand la différenciation en cystes et follicules apparaît, la paroi folliculaire n'a aucun rapport avec la membrane élastique.

La deuxième partie du testicule est formée par un épithélium cylindrique et une enveloppe externe, constitués par des cellules très

aplaties. Les ramifications trachéennes pénètrent entre cette enveloppe et l'épithélium.

L'épithélium est formé par une seule rangée de cellules très minces et hautes. Leur diamètre longitudinal est de 10, 8, μ, et leur contour, trés évident, est polygonal sur les coupes transversales. Le cytoplasme est beaucoup plus dense et plus granuleux au milieu de la cellule, et clair vers les bords, ce qui contribue à rendre évidentes les limites cellulaires. Les noyaux se trouvent à la base de la cellule, et l'extrémité interne des cellules présente des états d'activité sécrétoire. On ne trouve pas des spermatozoïdes dans la cavité de cette région.

L'Épididyme. — Le tube génital a dans cette région, une structure qui se rapproche beaucoup de celle de la dernière portion testiculaire. Elle consiste en un épithélium interne, une enveloppe externe conjonctive, mince, et en plus, une couche intermédiaire, interrompue, de fibrilles musculaires très fines. L'épithélium n'est pas cylindrique comme dans la région précédente, mais plutôt cubique; le diamètre transversal des cellules est d'environ 14 μ, tandis que leur hauteur est de 10 8, μ.

Toute la moitié interne des cellules est granuleuse, et se colore d'une manière intense, avec les colorants acides ; les cellules montrent une activité glandulaire, prouvée par l'existence, dans la cavité, d'une substance jaunâtre, coagulée autour des spermatozoïdes.

SPERMATOGÉNÈSE

Dans ma note préliminaire [1] j'ai dit avoir trouvé, chez le *Cybister Roeselii,* deux espèces de spermatogénèses, qui conduisent à la formation de deux espèces de spermatozoïdes. Ces deux processus ont lieu à des époques différentes de l'année. Au mois de février, les testicules contiennent des éléments séminaux, qui diffèrent, comme

[1] D.-N. Voinov. La spermatogénèse chez le *Cybister Roeselii.* (*Comptes R. Ac. sc. Paris,* 12 juillet 1902).

structure et comme évolution, de ceux du mois de juin ; cela indique l'existence d'une spermatogénèse d'hiver et d'une spermatogénèse d'été. Tandis que cette dernière est normale et rentre dans le cadre schématique général, la première est, au contraire, complètement atypique.

J'ai étudié les deux processus, non seulement comme curiosité hystologique, mais pour voir si cette particularité n'est pas en rapport avec le phénomène important de la conjugaison des spermatozoïdes, caractéristique pour les Dyticides et que j'ai retrouvé chez le *Cybister*. Les spermatozoïdes, histologiquement, pas encore murs, sont poussés du testicule dans l'épididyme, où ils finissent leur développement et où ils se conjugent. On doit accorder une grande importance à ce phénomène de la conjugaison, déterminé probablement par des causes importantes que j'ai pensé pouvoir trouver dans l'histoire du développement des spermatozoïdes. Il y a, à un moment donné, dans le testicule, une disposition folliculaire typique, qui fait que les spermatozoïdes d'un cyste déterminé, se développent indépendamment des spermatozoïdes des cystes voisins. Cette disposition disparaît vers la fin du testicule, de sorte que les spermatozoïdes arrivent libres dans l'épididyme et peuvent se conjuguer [1]. Reste à savoir si la conjugaison se fait entre deux spermatozoïdes qui ont appartenu à deux cystes voisins, ou entre deux spermatozoïdes différents comme développement, formés par deux processus hystogénétiques distincts.

Dans ce dernier cas le phénomène de la conjugaison, aurait une plus grande importance, car il prouverait, que les deux espèces de spermatozoïdes sont aptes à la fécondation, et que la conjugaison est l'une des conditions principales pour acquérir cette aptitude. On peut aussi trouver dans ces faits des éléments qui permettent de discuter les questions d'un ordre plus général, comme la question de la réduction chromatique, l'importance des chromosomes, et même la

[1] Auerbach et Ballowitz ont trouvé la même disposition chez le *Dytiscus marginalis*.

sexualité. Je reviendrai sur cette question importante quand je publierai mes recherches sur la spermatogénèse d'hiver ; ici je décrirai seulement la spermatogénèse d'été.

*
* *

En étudiant systématiquement des coupes successives du testicule des animaux sacrifiés au mois de juin, quand il est en pleine activité, on trouve sept zones différentes.

1° — La première zone, appartient aux spermatogonies primaires et correspond à l'extrémité distale du tube testiculaire. Elle est caractérisée par le fait que les éléments, dont elle est constituée, sont tous pareils et remplissent toute la cavité. Elle occupe la plus petite étendue de la longueur du testicule, quelques millimètres seulement.

2° — La zone des spermatogonies secondaires, (fig. 7, pl. II), qui diffère de la zone précédente par la différenciation des éléments séminaux, groupés en rosette et en éléments folliculaires.

3° — La zone des spermatocytes (fig. 18, pl. III), caractérisée par des cavités folliculaires très bien développées, ayant à leur intérieur les grandes cellules séminales disposées irrégulièrement et séparées les unes des autres.

4° — La zone des spermatides. Les cavités folliculaires ont presque le même aspect que dans la zone 3, mais les éléments qui s'y trouvent, diffèrent des spermatocytes, par leur plus petit diamètre et par l'existence d'un *Nebenkern* volumineux.

5° — La zone des spermatozoïdes, facile à reconnaître.

6° — La zone nutritive des spermatozoïdes (fig. 66, pl. VI) qui ne présente plus d'arrangement folliculaire. Les cellules de cette région remplissent complètement la cavité testiculaire, de sorte qu'à ce point de vue, les sections à ce niveau, ressemblent un peu à celles de la première zone.

7° — Enfin, la dernière région du testicule, qui est vide d'ordinaire, contient à certaines distances, des fragments détachés de la masse

cellulaire précédente et des petites gouttes qui se colorent en noir avec l'hématoxyline ferrique. Elle contient encore un liquide, produit de sécrétion de l'épithélium de cette région. Il est probable que cette région est seulement traversée par les spermatozoïdes qui vont dans l'épididyme.

I. — LES SPERMATOGONIES

1. La zone des spermatogonies primaires occupe l'extrémité du testicule, et, comme elle est très courte (de quelques millimètres seulement), elle peut passer inaperçue ; surtout que d'habitude l'extrémité du testicule sort du peloton, et peut être déchirée lorsqu'on détache l'organe.

Comme je l'ai déjà dit, cette zone est caractérisée par l'absence de toute différenciation. Tous les éléments qui la composent se ressemblent, comme structure et comme disposition, et remplissent complètement la cavité testiculaire. Les spermatogonies primaires sont collées l'une à l'autre, se touchent de tous les côtés, sans espace libre entr'elles, ce qui les rend irrégulièrement polygonales.

Leurs noyaux, à l'état de repos, sphériques ou ovales, ont un diamètre de 7.2 à 9 μ (fig. 1 et 2, pl. II). Ils sont clairs et ont une structure réticulaire. La chromatine forme sur le réseau, de distance en distance, des masses chromatiques de forme irrégulière, peu homogènes, car on voit que d'habitude elles sont formées par une accumulation de microsomes. Les microsomes sont aussi répandus, en petit nombre, sur les fils qui relient les masses chromatiques, d'où leur faible coloration.

On trouve un ou deux grands nucléoles chromatiques, de forme irrégulière, parfois homogènes, d'autres fois composés eux aussi, d'une manière évidente, par une accumulation, plus grande encore, de microsomes. Le corps cellulaire est relativement petit, irrégulièrement polygonal, à cause de la pression des éléments voisins, finement granuleux sur toute son étendue et sans aucune différenciation. Je n'ai pu découvrir dans les spermatogonies primaires en repos, ni

centrosome, ni idiosome. Dans le cytoplasme j'ai observé seulement, un, deux ou trois corps sphériques ou ovales, qui se colorent en brun ou en noir avec l'hématoxyline ferrique. Je ne crois pas qu'ils aient quelqu'importance; ils représentent probablement des inclusions métaboliques.

Les cellules du commencement de cette zone sont toutes à l'état de repos, et elles commencent seulement plus tard à se multiplier, par mitose.

Les mitoses sont rares au début, mais ensuite elles deviennent plus fréquentes, de sorte que les éléments nouvellement formés, se multiplient trop, avancent à l'intérieur du testicule. Il arrive un moment où ils se séparent et s'éloignent les uns des autres. On passe de cette manière à la deuxième zone, celle des spermatogonies secondaires. Au commencement de cette dernière zone, sur une certaine étendue, les coupes ne présentent ni l'uniformité de la première zone, ni la disposition folliculaire, typique, de la deuxième zone. Dans cette région intermédiaire, la cavité du testicule n'est pas complètement remplie : on y trouve des groupes cellulaires, séparés par de grands espaces irréguliers. C'est à cet endroit que les cystes et les follicules commencent à se former.

N'ayant pas tous les stades, je n'ai pu suivre la mitose des spermatogonies primaires. Au commencement de la prophase, le noyau grandit, prend un diamètre de 10, 8μ, et le spirème résulte des masses chromatiques du réseau (fig. 3, 4, pl. II). Les microsomes du réseau avancent et se fusionnent avec les masses chromatiques, qui s'allongent. Elles prennent une forme de plus en plus irrégulière, et en s'allongeant se soudent par leurs extrémités et forment un filament unique, le spirème (fig. 5, pl. II).

Le spirème se fragmente en chromosomes qui ont une forme de bâtonnets, repliés en forme de V. J'ai eu peu de stades de division dans mes bonnes préparations, et les chromosomes étant tassés, je n'ai pu les compter.

Avant de passer à la description des éléments de la deuxième zone,

je dirai quelques mots sur l'aspect particulier de certaines cellules, qui se trouvent parmi les spermatogonies primaires. Leur aspect différent est dû à la structure de leur noyau, qui pourrait être appelé « poussiéreuse » suivant Regaud (**1901**). Ces noyaux ont un diamètre de 8, 10μ. et contrastent avec les autres par leur coloration générale sombre (fig. 6, pl. II). Dans les préparations à l'hématoxyline ferrique ils ont un ton général violacé, et contiennent des granulations chromatiques, qui ne se colorent pas en noir, mais en violet foncé.

Parmi ces granulations, on trouve une ou deux masses chromatiques plus grandes et colorées d'une manière plus intense. Régaud (**1901** p. 125), qui a rencontré dans la spermatogénèse des Mammifères, des éléments probablement semblables, les considère comme représentant la plus ancienne génération de spermatogonies « la souche de toute la lignée spermatique ».

Je ne puis rien dire de positif sur ce rapport; j'ai constaté seulement, que ces éléments n'existent presque pas au commencement de la première zone, et sont nombreux quand les spermatogonies primaires entrent en mitose.

On devrait donc leur donner une autre interprétation et je n'en vois que deux possibles : ou bien ils représentent un stade de division des spermatogonies primaires, ou bien ce sont des éléments distincts, qui auront un développement ultérieur différent. La deuxième hypothèse est plus probable, car je ne vois pas comment des éléments avec un noyau « poussiéreux », pourraient passer par la série des modifications cynétiques des spermatogonies primaires. Le spirème de ces derniers (fig. 5, pl. II) se forme, comme on l'a vu, d'une manière logique et naturelle, par l'allongement des masses chromatiques de l'état de repos (fig. 1, 2, 3, pl. II), et entre ce dernier et la fin de la prophase, il n'y a pas de place libre pour l'état « poussiéreux ».

La deuxième hypothèse est donc la plus probable. Dans ce cas, la différenciation anatomique plus tardive, caractéristique pour la deuxième zone, est précédée par une différenciation purement hys-

tologique, qui apparaît déjà dans la premième zone. C'est dans ces éléments qu'on doit voire les futures cellules folliculaires. Au lieu donc de les considérer, comme éléments souche, d'où dérive toute la lignée spermatique, on peut les considérer plutôt, comme représentant le premier stade des éléments primitifs vers leur différenciation séminale. Les cellules folliculaires naissent donc des spermatogonies primaires.

Bruyne (**1899**) est arrivé à cette conclusion pour l'*Hydrophilus piceus*. Il donne (p. 127) le nom de « tissu indifférent de cellules jeunes » aux éléments non différenciés qui correspondent à la première zone, établie par moi, chez le *Cybister*. Nils Holmgren est arrivé presqu'aux mêmes résultats chez le *Staphylinus*. Evidemment, si l'on admet cette deuxième hypothèse, c'est-à-dire que les éléments à noyau poussiéreux représentent les futures cellules folliculaires, on doit changer le nom de spermatogonies primaires donné aux cellules de la première zone, et les appeler comme Bruyne l'a soutenu pour l'Hydrophile, éléments jeunes non différenciés.

Je n'ai pas trouvé de cellule qui ait les caractères de la cellule de Verson.

2. La zone des spermatogonies secondaires. — Cette zone, contrairement à la précédente, occupe une longueur importante du tube testiculaire, et s'étend de la fin de la zone des spermatogonies primaires, jusqu'à la zone des spermatocytes. Elle est caractérisée par l'arrangement des spermatogonies en cystes, entourés d'un tissu folliculaire incomplètement développé. La figure 7 (pl. II) représente une portion de coupe de la zòne en question. Le tissu folliculaire s'étend sur la face interne de la paroi testiculaire et pénètre parmi les cystes. Grâce à sa structure spongieuse, très délicate, il retient faiblement la couleur, contrairement au cytoplasme des spermatogonies, dense, granuleux, qui se colore plus fortement. Sur les coupes, les cystes paraissent comme des taches sombres plus ou moins circulaires, parsemées sur un champ presqu'incolore.

Je crois que le tissu folliculaire présente en ce moment un état

syncytial. Les noyaux folliculaires (*n. f.*) diffèrent des noyaux des spermatogonies, car ils sont plus grands, vésiculeux et très clairs. Leur aspect clair est dû à la petite quantité de chromatine qu'ils contiennent dans cet état jeune, et qui se présente sous la forme de petits segments, ondulés d'habitude, en forme de spirilles. Les segments chromatiques font croire que le noyau folliculaire se trouve en prophase, quoiqu'il ne soit pas formé par de la chromatine condensée. Les éléments folliculaires se multiplient par karyokinèse, leur multiplication étant nécessitée par l'agrandissement des cystes.

Les cystes sont formés par des cellules nombreuses ; sur une seule coupe, dans un seul cyste on peut en compter 10 à 12. Dans les cystes où les cellules sont en division elles sont sphériques et plus ou moins indépendantes ; dans d'autres cystes, au contraire, elles se trouvent l'une à côté de l'autre, groupées en rosette (fig. 7 et 8, pl. II).

Dans la figure 8 (pl. II), on voit représenté un cyste isolé, formé par sept spermatogonies, groupées en rosette. Les cellules sont piriformes, à base périphérique et sommet central, et sont en union réciproque par leurs sommets. Dans la figure 8 (pl. II), on voit que le sommet de chaque cellule est occupé par une région homogène (*f*) qui se prolonge en cordon (*c*) avec les sommets des autres cellules du même cyste. Cette région de la cellule est séparée du reste du cytoplasme, par une ligne bien marquée, convexe par rapport au noyau ; elle a comme le cordon une structure dense et homogène, se colorant d'une manière élective avec la safranine, la fuchsine acide, etc. Les préparations doublement colorées, avec l'hémotoxyline ferrique et la fuchsine acide, présentent ces deux formations centrales colorées en rose vif, tandis que le reste du corps cellulaire est faiblement violacé. On pourrait croire que la région différenciée (*f*) qui se trouve au sommet de la cellule, représente l'idiosome, qui a aussi, d'habitude, une structure homogène. Mais je suis contre cette assimilation, parce que je n'y ai pas trouvé un centrosome, et parce que cette région différenciée est en continuation directe avec la partie en

forme de cordon, qui passe d'une cellule à l'autre. Toute cette partie représente le fuseau en regression, qui a passé comme Boles Lee (**1895**) l'a montré, par une dégénérescence « pâteuse ». Évidemment que si la coupe est tangentielle, on ne peut plus voir cette continuation. C'est ce qui arrive pour la cellule d'en bas, *a*, de la figure 8, et dans ce cas la ressemblance avec l'idiosome est plus marquée. Il est probable que toutes les cellules d'un cyste sont ainsi reliées entr'elles, car on obtient les mêmes images et rapports, quand la coupe traverse le cyste en longueur. Dans ce dernier cas, la forme du cyste est ovale, et non ronde comme dans la figure 8 (pl. II), qui représente une coupe transversale ; au cordon central se rattache directement, ou à l'aide de quelques pédicules secondaires, une spermatogonie ou un groupe de spermatogonies. De la ligne de séparation, entre le sommet de la cellule et le cytoplasme, partent des fibrilles qui divergent vers l'extrémité basale de la cellule ; la plupart finissent sur la membrane nucléaire et représentent peut-être l'extrémité polaire du fuseau.

Dans la figure 8 (pl. II), toutes les spermatogonies ont un noyau clair qui contient des nombreux chromosomes ; j'en ai compté 22, sans pouvoir dire quel est le nombre typique. Ils sont courts, plutôt longs que larges, légèrement repliés sur l'un des côtés, ou un peu étranglés au milieu. Les chromosomes de cette génération de spermatogonies, ont une forme différente de ceux des spermatogonies primaires.

Quand les cellules passent dans la métaphase, elles gardent leurs liaisons centrales, le plan du fuseau étant d'habitude perpendiculaire à l'axe du cyste. Dans les dessins 9, 10 et 11 (pl. II) je montre les différents stades de reconstitution de la cellule ; dans la figure 11 les cellules et les noyaux fils sont presque reconstitués. La masse chromatique homogène et compacte, se dispose en cordons de forme irrégulière et de diamètre inégal, et autour d'elle se forment une cavité et une membrane nucléaire. Je ne puis décrire tous les changements que traverse la cellule pour arriver à l'état de prophase avancée,

représentée dans la figure 8, puisque je n'ai pas eu tous les stades. Je ne connais pas l'état de repos de ces spermatogonies. Cependant, outre les images de la figure 8, j'en ai vu d'autres qui conduisent sûrement à celle-ci, et que je représente dans les figures 12 et 13 (pl. II) : des nombreux segments chromatiques dans la cavité nucléaire, longs, repliés irrégulièrement, qui sont d'abord minces (fig. 12, pl. II), puis grossissent graduellement et se condensent (fig. 13, pl. II), pour former les chromosomes définitifs (fig. 8, pl. II). Il existe sûrement plusieurs générations de spermatogonies car j'en ai trouvé ayant de plus petites dimensions (fig. 14, pl. II).

II. — LES SPERMATOCYTES.

Chez le *Cybister Roeselii* ont ne peut parler que des spermatocytes de premier ordre, car ce sont les seules qu'on trouve sur une grande étendue du testicule ; les spermatocytes de deuxième ordre n'existent pas isolés et ne représentent qu'un stade des cynèses sexuelles. Les deux divisions de maturation se succèdent très vite.

Les spermatocytes de premier ordre passent par trois stades différents :

1° Le stade synapsis, où les spermatocytes sont caractérisés par leur petitesse et l'existence d'un centrosome sphérique (fig. 15-17, pl. II).

2° Le deuxième stade, d'accroissement, où les spermatocytes sont caractérisés par leur forme pyramidale, leur noyau excentrique et l'existence de quatre centrosomes sphériques (fig. 18, pl. III et fig. 2 à 5, texte).

3° Enfin le troisième stade, de repos, où les spermatocytes ont un noyau central, un cytoplasme différencié en deux zones, l'interne et l'externe, et deux centrosomes en forme de V.

L'existence d'inclusions, dans le cytoplasme, sous forme de corps sphériques (fig. 20-26, pl. III) incolores est encore caractéristique pour ce stade.

J'ai trouvé chez le *Cybister* le stade synapsis, tel qu'il a été

décrit par MOORE (**1895**) chez les Sélaciens, MONTGOMÉRY (**1898**) chez le *Pentatoma,* et d'autres. Dans la figure 15 (pl. II), on voit représenté un follicule entier dans cette phase, et dans les figures 16 et 17 deux cellules séparées. Les cellules du cyste ne sont plus groupées en rosette, comme dans la zone précédente des spermatogonies secondaires ; et les cavités folliculaires se sont agrandies, en étendant et amincissant les parois folliculaires, dont les noyaux commencent à s'allonger. Dorénavant, la différenciation du tissu folliculaire s'accentue progressivement, pour former, à chaque cyste, des enveloppes de plus en plus spéciales. La chromatine se trouve répandue, dans les noyaux folliculaires, sous la forme de microsomes assez grands et isolés ; dans le cytoplasme on voit une granulation centrosomique.

A ce stade, les spermatocytes sont rapprochés les uns des autres et reliés encore par des ponts fusoriaux (fig. 15, pl. II). Le corps cellulaire est petit, son diamètre longitudinal est d'environ 14, 4 µ, le cytoplasme est très réduit et de structure délicate. La cavité du noyau est très grande, 9, 10, 5 µ, relativement à la dimension du corps cellulaire, et irrégulière, la membrane du noyau est si mince, qu'on ne la voit presque pas. La chromatine est disposée en filaments enchevêtrés, retirés sur la partie de la paroi nucléaire, qui correspond à la région où le cytoplasme est en plus grande quantité. Enfin on trouve, dans la cavité nucléaire, le nucléole chromosomique ou chromosome accessoire, qui attire immédiatement l'attention par sa grandeur, sa coloration et sa position périphérique.

Comme le synapsis est un état d'organisation de la chromatine, on ne la trouve pas toujours au même grade. Dans la figure 16 (pl. II) on voit un stade qui représente le commencement de cette phase : la cavité du noyau est petite, le nucléole chromosomique plus grand, mais condensé, et plus rapproché de la substance chromatique. La chromatine est en forme de filaments très fins, enroulés, le long desquels on aperçoit les microsomes. Quelques filaments ont leurs extrémités dirigées vers le nucléole chromosomique, dont ils

sont très rapprochés, comme s'ils le poussaient vers la périphérie du noyau (fig. 16, pl. II). Le nucléole n'est pas arrivé complètement à la périphérie du noyau, la chromatine n'est pas suffisamment condensée, de sorte qu'une petite partie seulement de la cavité nucléaire est libre.

La fig. 17 (pl. II), représente un état un peu plus avancé ; les filaments chromatiques ont grossi, se sont raccourcis et on ne distingue plus les microsomes ; en même temps ils se sont resserrés encore plus à l'intérieur de la cavité nucléaire. Le nucléole chromosomique, de même, est complètement périphérique, touche la face interne de la membrane nucléaire et se trouve vis-à-vis de la chromatine filamenteuse, comme s'il existait une répulsion entre ces deux parties. Pour le nucléole il arrive la même chose que pour la chromatine. Au commencement du synapsis il est long (fig. 16 pl. II), d'un diamètre longitudinal de 2, 5 μ, et transversal de 0, 8 μ, et moins dense ; tandis que plus tard il se raccourcit, se condense et se colore en noir intense avec l'hématoxyline ferrique. Cette répulsion est si grande, que très souvent le chromosome accessoire se trouve dans une évagination de la paroi nucléaire, comme s'il était poussé vers le cytoplasme. Il résulte donc que le chromosome accessoire représente une partie de la chromatine nucléaire, individualisée. Il doit avoir un rôle important dans l'évolution des cellules séminales. C'est l'homologue du « nucléole chromatique » ou « chromosome nucleolus » de Montgoméry (**1898**), de « l'accessory chromosome » de Mac Clung (**1899**), du « small chromosome » de Paulmier (**1899**) et du « chromosome spécial » de Sinéty (**1901**). Il a été décrit chez les Araignées par Wallace Louise (**1900**), je l'ai trouvé aussi chez d'autres Insectes, de sorte qu'on doit le considérer comme un élément caractéristique pour les spermatocytes des Arthropodes.

Quoique son aspect paraisse être le même chez tous ces animaux, son origine et surtout sa signification, ne sont pas encore bien connues. Chez le *Pentatoma*, d'après Montgoméry, le nucléole chromosomique apparaît, pour la première fois, dans la phase de

synapsis des spermatocytes de premier ordre, se séparant de la masse chromatique nucléaire. Chez le *Cybister* il apparaît de la même manière et au même moment, avec la seule différence, que, dès le commencement de son individualisation, il a une forme plus régulière et plus simple que chez le *Pentatoma*, et ne passe pas à l'intérieur du noyau, par les fragmentations décrites par Montgoméry. D'après Montgoméry, il représente un chromosome transformé ; il l'a nommé nucléole chromosomique, pour le distinguer du vrai nucléole, qui disparaît pendant la prophase. Il considère cette transformation comme une espèce de réduction de la chromatine, car dans les deux divisions spermatocytiques, il ne se transforme plus en chromosome. Tandis que les spermatogonies du *Pentatoma* ont 14 chromosomes, les spermatocytes de premier ordre n'en ont que 13, plus un nucléole chromatique, qui se maintient et se divise comme tel pendant la première division, et passe dans les spermatocytes de deuxième ordre. Malheureusement, Montgoméry ne peut nous dire le sort de cet élément, car il n'a poussé les recherches que jusqu'à la formation des spermatides qui ont 7 chromosomes et la moitié du nucléole chromatique.

Cet élément a été trouvé par Paulmier (**1899**) dans les spermatocytes de premier ordre de l'*Anasa tristis:* il soutient qu'il a pu suivre son origine plus loin, dans les spermatagonies. D'après Paulmier, les spermatogonies d'*Anasa*, au repos, de même qu'à l'état de division, ont deux petits nucléoles qui se réunissent pour former le nucléole unique des spermatocytes de premier ordre, auquel il a donné le nom de « small chromosome », pour rappeler son origine. Pendant la formation des tétrades, il traverse les mêmes modifications que le reste de la chromatine, il subit une division longitudinale et une transversale, se transformant en une tétrade plus rapidement (Paulmier fig. 23) que les autres chromosomes. Ce « small chromosome » subit la première division, mais pas la deuxième et passe ainsi, non divisé, dans le noyau d'une spermatide, où il garde au commencement une position excentrique (Paul-

MIER fig. 89) ; ensuite, il se transforme comme les autres, sans que PAULMIER ait pu le suivre. Il résulte donc que chez l'*Anasa*, quelques spermatides ont 11 chromosomes seulement, d'autres ont 11 chromosomes plus un nucléole chromatique non divisé. La moitié du nombre des spermatozoïdes n'ont donc pas de nucléole chromatique et pourtant sont normaux; c'est pour cette raison que PAULMIER le considère constitué par de la chromatine dégénérée et représentant des Ides avec des caractères disparus dans l'évolution spécifique.

MAC CLUNG a découvert cet élément chez les Orthoptères (*Xiphidium fasciatum*)[1] où, contrairement à ce qui a été observé chez les Hémiptères par PAULMIER, il le trouve se divisant complètement et passant dans les quatre spermatides. Il lui attribue un rôle important dans la formation de la tête du spermatozoïde. Plus tard, il l'a étudié chez un Acridien, *Hippiscus*, et il soutient que le nom de « chromosome accessoire » est beaucoup plus significatif que celui donné par MONTGOMÉRY et PAULMIER. CLUNG établit qu'il présente cinq caractères nouveaux :

1) Il est formé d'une substance chromatique ;

2) Il se divise pendant la mitose, comme les chromosomes ;

3) Dans la prophase du premier spermatocyte il se sépare du spirème ;

4) Il ne prend pas part aux transformations que traverse le réseau chromatique, et enfin ;

5) Il ne se divise pas pendant l'une des mitoses spermatocytiques et passe dans la moitié des spermatides seulement.

Les deux premiers caractères le placent parmi les chromosomes, tandis que les autres montrent la nature spéciale, et l'importance particulière, qu'il doit avoir dans les éléments mâles. MAC CLUNG se

[1] Je regrette qu'il m'ait été impossible de trouver le travail de MAC CLUNG : *A peculiar nuclear element*, car je ne puis en parler que d'après ce que j'ai vu dans les comptes rendus. Je le regrette d'autant plus, que c'est le seul avec lequel nos résultats concordent, en ce qui concerne le rôle du chromosome accessoire chez le *Xiphidium*.

basant sur le fait du partage inégal de ce chromosome accessoire, qui détermine l'existence de deux formes de spermatozoïdes, qualitativement différents, veut en faire un élément prépondérant dans la détermination du sexe.

Sinéty (**1901**) trouve ce chromosome chez plusieurs Orthoptères : *Leptynia* (Phasmes), *Orphania denticauda* (Locustien), *Gryllus domesticus*[1] et probablement chez la *Forficula auricularia*. Grâce à sa longueur extraordinaire chez ces animaux, Sinéty a pu l'apercevoir dans la mitose des spermatogonies secondaires, comme Paulmier. Il constate que le chromosome spécial entier. passe dans l'un des spermatocytes de deuxième ordre, où il se divise et « dans la lignée d'un même spermatocyte de premier ordre, deux cellules petites filles seront privilégiées par rapport aux deux autres » (page 124).

Montgoméry (**1901**) est arrivé ensuite aux mêmes conclusions, et de même Prowazek (**1901**) chez l'*Oryctes nasicornis*.

Son existence chez les différents insectes, sa présence même dans les spermatogonies, qui prouve son individualisation plus primitive que le stade de spermatocyte, toute son histoire spéciale montre qu'il s'agit d'un élément important, et Mac Clung a parfaitement raison de repousser la théorie de Paulmier, qui le considère comme un élément dégénéré.

Chez le *Cybister* le chromosome accessoire présente des caractères spéciaux, différents quelque peu de ceux énoncés par Mac Clung (**1901**) dans sa dernière note. Il prend part aux modifications que traverse la substance chromatique des spermatocytes de premier ordre, comme Sinéty aussi l'a observé ; il l'a vu, comme moi, en continuité directe avec le boyau nucléinien (Sinéty fig. 78, 79, 80). Pendant la mitose, il est entouré d'une auréole achromatique ; il se divise complètement dans les deux cynèses sexuelles, un quart du chromosome accessoire passe dans chaque spermatide. Enfin dans

[1] J'ai trouvé le chromosome accessoire chez le *Gryllus campestris*, où il est différent comme forme de celui étudié par Sinéty chez l'espèce voisine.

les spermatides, il ne prend plus part à la constitution de la substance nucléaire, mais reste dans le cytoplasme et forme la sphère.

A partir de la phase synapsis, les spermatocytes de premier ordre commencent à grandir et à s'éloigner l'un de l'autre. Dans ce deuxième stade la cavité folliculaire s'agrandit aussi, les parois s'amincissent et le tout prend l'aspect représenté dans la fig. 18 (pl. III). Les noyaux folliculaires ont la chromatine dans un état de division beaucoup plus avancé que dans la phase précédente (fig. 15 pl. II), et la majorité d'entr'eux ne sont plus clairs, mais prennent un ton général violacé, lorsqu'ils sont colorés avec l'hématoxyline ferrique. Cet état de pulvérisation de la chromatine, coïncide avec la période d'accroissement des spermatocytes, et est en rapport avec une grande activité nutritive. On trouve l'idiosome en contact avec l'une de leurs extrémités (*id. f*). La paroi du testicule aussi est plus mince et ses noyaux sont plus aplatis. Les parois folliculaires ont à présent l'aspect de membranes, à la surface desquelles les spermatocytes sont collés par l'une de leurs faces ; elles sont plus épaisses dans les régions où elles sont en continuation avec les parois des follicules voisins.



Fig. 2. — *Spermatocytes de premier ordre reliés par des ponts fusoriaux (esquisse) 1200 dix.*

Les spermatocytes de premier ordre sont caractérisés dans ce stade, comme je l'ai déjà dit, par la forme pyramidale de leurs corps, la position excentrique du noyau et par l'existence de quatre centrosomes. Je crois qu'à ce moment il n'y a que les éléments en contact direct qui sont reliés entr'eux. Dans la fig. 2 (texte) j'ai représenté quatre spermatocytes, reliés entr'eux par des ponts fusoriaux.

A partir de ce moment, les spermatocytes commencent à grandir sans montrer dans leur cytoplasme des sphérules vitelines, comme il a été décrit ailleurs. A l'état de repos, quand ils ont atteint leur taille définitive, le diamètre de leur corps est de 25 μ.

Je n'ai pu voir un idiosome dans les spermatocytes non plus. Les filaments chromatiques s'accroissent en même temps que le cytoplasme ; il y en a plusieurs, au moins cinq, dans le même noyau. Ils sont variqueux d'abord, mais ensuite la chromatine se condense davantage, et ils prennent l'aspect moniliforme. Le chromosome accessoire s'accroît, prend l'aspect d'une tétrade formée par une chromatine beaucoup plus dense, car elle se colore en noir intense avec l'hématoxyline ferrique (fig. 19 pl. III). Son diamètre longitudinal est de 1, 8 μ, et le transversal de 2, 7 μ.

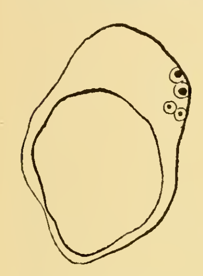


Fig. 3. — *Spermatocyte de premier ordre muni de quatre centrosomes (esquisse) ×2250 d.* Les centrosomes, entourés d'une faible auréole, sont groupés en deux paires rapprochées l'une de l'autre.

Les spermatocytes ont dans ce stade quatre centrosomes sphériques disposés en deux paires (fig. 3-5, texte). Les deux paires se trouvent dans la partie basale de la cellule, c'est-à-dire là où le cytoplasme est en plus grande quantité. Elles sont éloignées du noyau et très souvent éloignées l'une de l'autre. J'ai aussi observé, que les dimensions des granules centrosomiques ne sont pas les mêmes pour les deux paires. On ne peut mettre que difficilement, les centrosomes en évidence même à l'aide de l'hématoxyline ferrique, à cause de la structure grossière des cellules, à ce stade. Tandis que dans les jeunes spermatocytes il n'y avait qu'un seul centrosome, on en trouve ici quatre, dérivés, sûrement, de la division du centrosome primaire. Je n'ai pas vu cette division, mais, en me basant sur les données acquises, on peut se l'imaginer de la manière suivante : le granule centrosomique primaire se divise en deux granules qui s'éloignent l'une de l'autre et se divisent après une deuxième fois. C'est seulement ainsi qu'on peut arriver à la disposition représentée dans la figure 3 (texte).

Les dispositions représentées dans les figures 4 et 5 (texte), aident à comprendre le mode de formation des quatre centrosomes et leurs transformations ultérieures. Dans les deux figures une paire de cen-

trosomes est réunie par un filament simple, qui retient l'hématoxyline ferrique, d'une manière tout aussi intense que les centrosomes même. C'est donc une espèce de centrodesmose qui a la forme d'un filament replié, formant un angle, ouvert dans un cas vers le noyau (fig. 4 texte) et dans un autre cas, vers la périphérie de la cellule (fig. 5 texte). L'existence de cette centrodesmose montre, d'une manière évidente, que les centrosomes d'une paire sont nés l'un dans l'autre. La dérivation des quatre centrosomes, du centrosome unique des spermatocytes jeunes est donc établie, Ces faits servent aussi à comprendre la forme spéciale qu'ont les centrosomes plus tard, dans les spermatocytes à l'état de repos. Dans le troisième stade, l'un des caractères les plus importants des spermatocytes est l'existence des deux centrosomes en forme de V. Il ne reste plus aucun doute, grâce à la persistance de la centrodesmose entre les éléments pairs, qu'ils résultent des quatre granulations centrosomiques. Chaque V centrosomique représente donc une paire de centrosomes. On n'a qu'à se rapporter aux figures 4 et 5 (texte) et à s'imaginer que la substance centrosomique s'est entièrement transformée en filament. Ce filament se replie et tend à prendre la forme d'un V, avant la transformation complète des granulations centrosomiques. Il y a donc ici un phénomène inverse de ce qui se passe d'habitude. Au lieu que la centrodesmose se déchire et se rétracte dans le corps du centrosome, elle persiste et la substance centrosomique y passe et l'allonge. Une centrodesmose en forme de ligne noire a été observée par Erlanger chez *Blatta*, mais elle ne persiste pas.

Je crois qu'un fait semblable à celui que j'ai trouvé chez le *Cybister* a été observé dans les spermatocytes de premier ordre du *Lithobius forficatus* L., par les frères Bouin (**1901**), mais il a été mal interprété. Ils ont vu dans le cytoplasme des spermatocytes de premier ordre, au repos, un ou deux filaments, sinueux, terminés par une granulation à leur extrémité; les filaments et les granulations retenaient avec intensité l'hématoxyline ferrique. Les frères Bouin ont voulu homologuer ces filaments avec les filaments flagelliformes, dé-

couverts par Meves et Henneguy, dans les spermatocytes des Papillons; ils y ont vu les filaments axiles, précocement développés, des futurs spermatozoïdes. Ils s'attendaient donc à trouver quatre filaments au lieu de deux : « Il nous a été impossible, disent-ils, de constater l'existence de quatre filaments dans les spermatocytes de premier ordre et nous n'en avons jamais observé dans les spermatocytes de deuxième ordre » (page 163).

Basé sur les faits, qu'ils n'ont trouvé que deux filaments et pas quatre, qu'à leur extrémité se trouve une granulation (sûrement de nature centrosomique), que les filaments sont intracellulaires tout le long de leur parcours, et qu'ils n'ont été trouvés que dans les spermatocytes de premier ordre, j'ai conclu que l'assimilation avec les filaments axiles, faite par les frères Bouin est fausse. Il est beaucoup plus probable que chez le *Lithobius*, nous avons des phénomènes du même ordre que chez le *Cybister*.



Fig. 4 et 5. — *Spermatocytes de premier ordre à centrodesmoses persistantes (esquisse).* Dans la figure 4 (×2250 d.) la courbure du filament qui réunit les centrosomes est ouverte vers le noyau, et dans la figure 5 (×1200 d.), vers la périphérie de la cellule.

Pendant les modifications précédentes, es spermatocytes continuent à croître, et le cytoplasme se développe également autour du noyau, qu'il pousse au centre de la cellule. A un moment donné, le corps cellulaire est presque sphérique et le cytoplasme a une structure homogène, uniforme; c'est d'habitude dans cette phase que se fait la division longitudinale évidente des filaments chromatiques. Les spermatocytes passent ensuite dans le troisième stade (fig, 20-26, pl. II), qui est une longue période de repos.

Les spermatocytes, dans cette dernière période, présentent quatre caractères importants qui les font facilement reconnaître :

a. — Le noyau est central, un peu oval, la chromatine ayant une disposition réticulaire, plus ou moins complète.

b. — Le cytoplasme est différencié en deux zones bien marquées; la zone externe donne naissance à de nombreux prolongements, d'apparence pseudopodique.

c. — On trouve deux centrosomes en forme de V.

d. — Dans le cytoplasme, près des centrosomes, se trouvent des inclusions, sous forme de corps sphériques incolores.

La figure 20 (pl. III), représente trois spermatocytes dans ce stade, où on peut voir presque tous ces caractères. Le noyau s'est agrandi, ayant à présent un diamètre de 12,6μ, et la disposition de la chromatine est très variée; dans quelques cellules elle s'achemine vers le réseau, dans d'autres, le réseau est complètement constitué. Le chromosome accessoire (*Chr*) prend aussi part à la formation du réseau. Ce chromosome, qui était de forme régulière, dans les stades précédents, commence à s'agrandir, son diamètre atteint 3, 6μ, son contour devient irrégulier, et comme si sa chromatine bourgeonnait, il donne dans plusieurs directions des filaments chromatiques qui se réunissent avec ceux du réseau en formation. Le nucléole chromosomique perd ainsi l'individualité que d'autres ont voulu lui donner et je crois que dans ce cas, on ne peut plus lui attribuer la valeur que lui attribue Paulmier.

Le cytoplasme se différencie en deux zones; l'une interne, opaque, un peu granuleuse, colorable, qui entoure le noyau, et une autre externe, transparente, presque hyaline et incolore. Cette dernière donne les nombreux prolongements à l'aspect pseudopodique dont nous avons parlé, et qui donnent aux spermatocytes, à ce moment, une apparence amœboïde. La densité des substances qui constituent chaque zone, doit être très différente l'une de l'autre, car les limites entr'elles sont bien marquées. De la zone interne, partent, vers la périphérie de la cellule, de nombreuses fibrilles spongioplasmiques, qui donnent à la zone externe un aspect vacuolaire.

Les prolongements pseudopodiques sont lobés et quelquefois très longs, et je ne les ai pas compris, dans les mesures données du diamètre cellulaire. Leur forme, leur grandeur et leur parcours varient

beaucoup ; on ne peut les sectionner en entier. Ils se présentent en forme de boules sphériques ou piriformes, de cordons protoplasmiques, qu'on rencontre souvent séparés du corps des spermatocytes. Ces prolongements correspondent aux « excréscences hyalines » décrites d'abord par Platner (1886) dans les spermatocytes des Lépidoptères ; Meves les a observés ensuite dans les spermatocytes d'un Lépidoptère, *Pygaera bucephala*, et il soutient qu'un rayon astral pénètre dans chaque prolongement. Comme ils accompagnent les centrosomes, c'est possible qu'ils jouent un rôle dans la mitose. J'ai constaté ceci chez le *Cybister* et aussi dans les dessins de Meves.

A l'état de repos des spermatocytes, ces prolongements sont développés seulement sur le côté de la cellule qui renferme les centrosomes (fig. 26, pl. III). Quand la figure de division se forme, et que les centrosomes occupent des positions diamétralement opposées, on constate l'existence de deux groupes d'excréscences hyalines, aux deux sommets de la cellule allongée, devant les centrosomes.

Quoiqu'à ce moment les cavités folliculaires se soient agrandies, les spermatocytes ne sont plus séparés par de grands espaces, comme dans le stade précédent (fig. 18, pl. III). A cause de l'accroissement énorme du corps cellulaire et des productions hyalines, les spermatocytes sont en contact, et se touchent, ou directement, le long d'une de leurs faces, ou indirectement, à l'aide de prolongements. Il y a fusionnement des spermatocytes, grâce à ce contact, fusionnement qui paraît facilité par cette espèce de plasticité amœbienne qu'ils ont acquis.

Il y a deux espèces de fusions, les unes normales qui n'influencent pas du tout l'évolution ultérieure des cellules séminales, les autres anormales, dégénératives. La fusion normale se fait de la manière suivante : deux spermatocytes, arrivés à ce stade de différenciation, se rapprochent l'un de l'autre et agrandissent de plus en plus leur face de contact. La forme générale de leur corps devient presque carrée en section, et ils s'accolent comme les cellules *a* et *b* de la figure 20 (pl. III). Après quelque temps, la membrane

commune de séparation disparaît, et les deux cellules restent fusionnées. On doit remarquer que cette fusion se fait seulement par la zone externe hyaline; la zone interne reste intacte et indépendante, autour des deux noyaux. Ce fait, ainsi que d'autres observations, dont je parlerai en décrivant la division des spermatocytes, me font attribuer une valeur fonctionnelle différente, pour les deux espèces de substance cytoplasmique. La zone interne a quelque chose des propriétés du protoplasma supérieur de Prenant.

La fusion n'influence pas du tout l'évolution de ces éléments; ils entrent en prophase (fig. 32, pl. IV), continuent les deux divisions de maturation, comme s'ils étaient isolés, et donnent naissance à huit spermatides au lieu de quatre. On verra, plus loin, que les spermatides aussi fusionnent souvent de la même manière, de sorte qu'on peut dire, que cette espèce de fusion passagère est habituelle pour les éléments séminaux du *Cybister*. En allant plus loin dans cette direction, on pourrait interpréter la conjugaison des spermatozoïdes de la même façon et dans ce cas elle n'aurait pas une grande importance.

La fusion anormale, ou plutôt dégénérative, se fait d'une autre manière et a d'autres résultats. J'en parlerai quand j'aurai fini la description de tous les caractères des spermatocytes.

Les spermatocytes possèdent, deux centrosomes en forme de V, qui ont une grande électivité pour l'hématoxyline ferrique, car ils se colorent en noir. Cette forme spéciale des centrosomes a été rarement rencontrée, et les descriptions qui en ont été faites, diffèrent un peu de celles qu'on peut faire chez le *Cybister*. Dans la riche littérature relative aux centrosomes, j'ai trouvé cinq auteurs seulement qui parlent d'une forme pareille : Meves (**1897**, **1900**), Sewertzoff (**1897**, **1898**), Mottier (**1898**), Korff (**1901**), et Halkin (**1901**). Meves et Sewertszoff ont décrit pour la première fois des centrosomes pareils, le premier, dans les spermatocytes de quelques Lépidoptères (*Pieris brassicae, Mamestra brassicae, Pygaera bucephala, Sphinx euphorbiae, Harpya vinula*); le deuxième, dans

les spermatocytes de *Blatta germanica*. Mottier dans les cellules mères des tétraspores chez *Dictyota dichotoma*, et Korff dans les spermatocytes de quelques Coléoptères (*Hydrophilus, Feronea nigra, Harpalus pubescens*), et des Oiseaux (le Coq, le Canard). Enfin, Halkin trouve un centrosome pareil dans l'œuf du *Polystomum integerrimum*, ou il est entouré par une sphère attractive, formée d'une zone interne claire, et d'une zone externe constituée par des radiations courtes. Le centrosome du *Polystomum* diffère des autres à même forme, par l'existence d'une sphère attractive et par sa courte durée, car on ne le trouve que pendant la première division de maturation : il disparaît complètement pendant la formation du deuxième globule polaire.

D'après Meves, les centrosomes ont toujours une position constante, placés l'un à côté de l'autre et sur la face du spermatocyte qui est tournée vers la cavité cystique. Ils sont dépourvus de sphère et de centrodesmose, et leur angle est toujours ouvert vers la périphérie de la cellule, tandis que le sommet de l'angle est tourné, d'une manière constante, vers le noyau. Des deux extrémités de chaque V, part un filament fin, libre dans la cavité de la vésicule séminale, qui s'allonge beaucoup pendant la karyokinèse. Ces quatre filaments représentent, d'après Meves, les filaments axiles, précocement développés, des futurs spermatozoïdes. Les données de Korff s'accordent complètement avec celles de Meves ; il décrit en même temps la manière de se comporter des centrosomes, pendant la karyokinèse.

Dans les spermatocytes en repos du *Cybister* on trouve deux centrosomes en forme de V (fig. 20-26, pl. III), l'un à côté de l'autre, comme il est dit dans les descriptions précédentes. Les branches de chaque V, sont de 1, 8 μ, plus longues que celles observées par Meves, et rectilignes, ce qui indique une certaine rigidité. Pendant les stades de repos ils sont plus minces, et se colorent plus vivement que pendant les stades de division, quand ils sont plus gros, plus longs et plus pâles. Ils ne sont jamais entourés d'une zone spéciale, idiosome ou sphère attractive et pendant la division, les rayons de

l'aster, faiblement développés, sont fixés directement sur toute leur longueur. Il n'existe aucune controdesmose entre les centrosomes, ce qui se comprend d'ailleurs si on a en vue leur mode de formation. Je dois ajouter que les sparmatocytes n'ayant pas, comme chez les Papillons, une position régulière à l'intérieur des follicules, on ne peut savoir si les centrosomes occupent une région déterminée. On les voit, tantôt sur le côté des cellules dirigé vers la paroi testiculaire, tantôt dans d'autres directions, sans aucune régularité. Mais ceci n'a pas d'importance et résulte de l'absence d'un arrangement régulier des spermatocytes.

On ne trouve pas dans les spermatocytes du *Cybister*, les filaments flagelliformes décrits par Meves chez les papillons : ils n'apparaissent que plus tard, chez les spermatides jeunes, avec les mêmes caractères, en forme de filament fin, extracellulaire. A ce point de vue la précocité est moindre chez notre animal, et cela semble confirmer l'interprétation donnée par Meves aux quatre filaments flagelliformes des spermatocytes de premier ordre. On verra que le filament fin extra-cellulaire de la spermatide, qui devient le filament axile, a les mêmes rapports avec la baguette centrosomique, que les filaments flagelliformes de Meves avec les centrosomes en forme de V.

Les centrosomes en forme de V des spermatocytes du *Cybister* présentent deux particularités intéressantes : ils sont mobiles et ont des rapports intimes avec les corps sphériques inclus dans le cytoplasme.

Les deux auteurs, qui ont décrit d'une manière plus détaillée ces centrosomes, Meves (**1897**, **1900**) et Korff (**1901**), les considèrent comme immobiles. Suivant eux, pendant toute la longue période de repos, ils occupent la même position dans le cytoplasme du spermatocyte, le sommet de l'angle étant dirigé vers le noyau et les extrémités des branches, en dehors, en contact avec la membrane cellulaire. Chez le *Cybister*, au contraire, je les trouve mobiles, même pendant la période de repos, et leur mobilité est due aux rapports qui existent entre les centrosomes et les inclusions.

Dans les dessins 21 à 26 (pl. III) j'ai représenté des spermatocytes ayant de pareilles inclusions. Les inclusions (*in*) ont la forme de corps sphériques ou ovales, formés d'un corps externe, qui renferme un autre corps sphérique, plus petit, et une granulation. D'habitude, il n'y a qu'une seule granulation, qui n'a pas une forme sphérique, mais un peu anguleuse. La granulation paraît se trouver à l'intérieur du petit corps central, comme le montrent les figures 22 et 24 (pl. III). Mais cela semble être une illusion optique, due à leur projection sur le même plan, car dans les vues de profil, la granulation est en dehors du corps central et collée dessus (fig. 23 et 25, pl. III). Des trois parties qui composent l'inclusion, la granulation seule se colore, retient l'hématoxyline ferrique, les deux corps sphériques restent complètement incolores. A cause du manque de coloration, on ne peut voir que difficilement les inclusions, surtout quand elles se trouvent dans la zone cytoplasmique externe, qui elle aussi est presqu'incolore. Le corps sphérique paraît avoir quelquefois une paroi propre ; d'autrefois cette paroi semble manquer, et alors, il a plutôt l'aspect d'une vacuole, creusée dans le cytoplasme, que celui d'un corps proprement dit. Ses dimensions varient entre 3, 4 et 5, 4μ. Le corps interne est plus petit, d'un diamètre d'environ 2, 5μ, avec un contour évident, sphérique ou ovale, de sorte qu'il est certain qu'on a à faire à un corps autonome, qui flotte probablement dans le liquide du corps ou vacuole externe. J'ai vu la granulation à la surface de ce dernier, quelquefois collée dessus ou même libre ; elle a parfois une forme allongée.

Un spermatocyte peut avoir plusieurs inclusions, j'en ai vu quatre dans la même cellule, et je crois que c'est le nombre maximum, au moins pour un moment donné. Voici la raison qui me fait croire cela. Toujours, même lorsqu'il y en a plusieurs, les inclusions se trouvent dans la même région du spermatocyte, rapprochées l'une de l'autre et du côté où se trouvent les centrosomes et les excréscences hyalines. Parfois, elles se trouvent près de la membrane du noyau qu'elles touchent, d'autrefois au contraire, elles sont complètement périphériques,

proéminant à la surface de la cellule. Enfin, j'ai vu des corps pareils en dehors des spermatocytes, libres dans la cavité folliculaire, comme le montre la figure 21 (pl. III).

Dans cette figure, il y a un seul corps sphérique proéminant à la surface de la cellule. Cela nous fait croire que ces inclusions se forment dans le cytoplasme des spermatocytes, près du noyau, et qu'ensuite elles se rapprochent de la surface de la cellule, et sont expulsées. Les corps libres représentés figure 21 (pl. III) sont les uns sphériques, les autres ovales, tout à fait comme dans le stade intra-cellulaire, avec la seule différence qu'ils ne présentent plus de corpuscule central. Peut-être que le corpuscule existe mais ne peut être vu que difficilement ; mais la granulation interne est tout aussi visible. Il faut employer une certaine attention pour voir toutes ces particularités, parce que les corps sphériques sont difficiles à distinguer parmi les excréscences hyalines, qui se présentent souvent, en coupe transversale, avec des contours sphériques.

En examinant les rapports qui existent entre les inclusions et les centrosomes, on est encore plus convaincu, que les inclusions se déplacent à l'intérieur du cytoplasme et qu'elles sont expulsées. L'extrémité de chaque branche centrosomique est en rapport avec une inclusion (fig. 22, pl. III), ce qui m'a fait considérer le nombre de quatre inclusions comme habituel, au moins à un moment donné.

La petitesse de ces éléments empêche de voir en quoi consiste ce rapport. Dans la plupart des cas, l'extrémité de la branche centrosomique, s'arrête à la surface de la sphère externe de l'inclusion (fig. 24 et 26, pl. III) ; d'autrefois, elle dépasse sa paroi et avance un peu vers la sphérule interne (fig. 22, pl. III) et dans un cas je l'ai vue toucher même la surface de la sphérule. La disposition des centrosomes est très variable et cette variation est déterminée précisément par la position des inclusions dans la cellule. Les extrémités des branches centrosomiques sont éloignées de la périphérie de la cellule, comme cela est indiqué sur les figures 22 et 26 (pl. III), quand il y a des inclusions entre eux et la périphérie ; au contraire, ils

touchent la membrane cellulaire, quand les inclusions ont été expulsées de la cellule (fig. 21, pl. III). La position qu'ont les centrosomes dans la figure 21, a été décrite par Meves et Korff comme constante et caractéristique pour l'état de repos.

Chez le *Cybister*, du moins, les centrosomes sont mobiles, mobilité qui n'est pas du tout en rapport avec les phénomènes karyokinétiques, parce qu'elle a lieu pendant la période de repos. Je ne puis savoir quel est l'élément actif de ces mouvements ; si l'expulsion des inclusions est due aux centrosomes, ou si le déplacement des centrosomes est dû à une espèce d'attraction qu'exercent sur eux les corps sphériques, avec lesquels ils sont en contact. Dans tous les cas, si l'on considère le milieu semi fluide, hétérogène, dans lequel s'accomplissent ces phénomènes, on ne peut que difficilement admettre une simple attraction physique, due à des centres d'expansion, comme cela arrive entre les bulles ou gouttes et les corps solides plongés dans un milieu liquide. Pendant ces mouvements il arrive, très souvent même, comme le montre la figure 24 (pl. III), que le sommet du V ne soit plus dirigé vers le noyau, mais ait une position quelconque.

Qui sait si après l'expulsion d'une rangée d'inclusions, et après que les centrosomes ont pris la position considérée comme définitive par Meves et Korff, d'autres inclusions ne se forment dans le cytoplasme, et si les centrosomes ne changent pas de nouveau de position ? Quoi qu'il soit difficile d'établir la série chronologique de ces mouvements, il me semble que c'est cette dernière supposition qui doit se vérifier. Pour se prononcer sûrement là-dessus, on doit d'abord connaître la vraie nature des inclusions.

Je ne puis rien dire relativement à l'origine des corps sphériques inclus, et pour les interpréter je dois recourir aux travaux des autres. Ils n'existent que dans le dernier stade, de repos, des spermatocytes, et ne se trouvent pas dans le stade de synapsis, ni dans celui des quatre granulations centrosomiques; ils disparaissent dès la première division de maturation. Je dois rappeler que je les ai trouvés,

au commencement de la première prophase, ayant un aspect un peu différent. La figure 30 (pl. III) représente un spermatocyte de premier ordre en prophase, avec les chromosomes presque complètement constitués. On trouve une grande cavité irrégulière, vacuolaire, d'un diamètre de 9 μ, qui se trouve dans la partie supérieure de la cellule : on y voit un corps presque sphérique *m*, constitué par une agglomération de cinq sphérules *in*, qui ont les caractères des corpuscules centraux des inclusions décrites précédemment. Trois d'entr'elles ont une granulation ; une autre sphérule se trouve isolée, dans la cavité vacuolaire, et collée sur la masse commune. Il n'y a aucun doute, qu'il s'agit ici d'une fusion, en une seule masse, de plusieurs inclusions, qui étaient isolées dans le cytoplasme du spermatocyte. A partir du moment ou la fusion s'opère, la masse commune étant contenue dans la grande vacuole et n'ayant plus de rapports avec les centrosomes, se comporte comme un corps étranger. Les centrosomes à ce moment, se sont rapprochés avec leur sommet de la paroi nucléaire, et se placent dans une position diamétralement opposée. La masse agglomérée des corps sphériques, a le même sort que les inclusions et est expulsée ; je l'ai vue plusieurs fois à côté des spermatocytes (fig. 31, pl. IV).

Dans les spermatocytes des animaux, on a décrit différentes espèces de formations : les corps chromophiles, les filaments ergatoplasmiques, les corps paranucléaires, etc. Les inclusions trouvées chez le *Cybister*, ne ressemblent à aucune d'elles, et se rapprochent plutôt des corps pseudo-parasitaires décrits par Borrel (**1901**) dans les cellules cancéreuses. Borrel a montré, que ces corps, au lieu d'être des formes parasites représentent purement et simplement, un développement exagéré et atypique de l'idiosome. Il a trouvé que la forme initiale des corps pseudo parasitaires est l'idiosome, dans lequel se trouvent un ou deux centrosomes : les centrosomes se multiplient, et l'idiosome se transforme en un corps sphérique, qui s'isole du reste du cytoplasme par la formation d'une vacuole tout autour. De cette manière un seul pseudo-parasite peut se former, ou plusieurs, selon

que la masse idiosomique reste simple, ou se fragmente en plusieurs masses secondaires.

Enfin, ce qui a peut-être une certaine importance pour notre cas, Borrel a vu qu'il peut arriver, qu'une partie seulement de l'idiosome souffre une pareille dégénérescence et le reste se trouve intact à côté, contenant des granulations centrosomiques en séries linéaires. La ressemblance que je trouve entre les corps pseudo-parasitaires des cellules cancéreuses et les inclusions des spermatocytes du *Cybister*, se montre dans l'aspect identique et, jusqu'à un certain point, dans la même composition. Dans les deux cas, on a des corps sphériques ou ovales composés de deux parties : une formation de nature vacuolaire (cellule cancéreuse), qui est peut-être représentée par l'enveloppe externe de l'inclusion du spermatocyte, et un corpuscule interne qui contient une ou plusieurs granulations colorables. La ressemblance ne peut pas être poussée trop loin, car chez le *Cybister*, le corpuscule central ne se colore pas, ce qui prouve qu'il n'est pas formé par une simple masse cytoplasmique comme le corpuscule central du pseudo-parasite. Quoique je n'aie pas employé la technique indiquée par Borrel, la transparence et la refringence du corpuscule sphérique central des spermatocytes, me font croire qu'il ne se colorerait pas par le procédé de Borrel, donc on ne peut les assimiler.

La nature de la granulation est aussi contraire à cette assimilation, car quoiqu'elle retienne, comme un centrosome, dans les spermatocytes, l'hematoxyline ferrique, elle paraît se trouver en dehors de la sphérule centrale. Enfin, comme je n'ai pu découvrir l'existence d'un idiosome dans les spermatocytes, je n'ai pas vu la genèse et l'évolution des inclusions, et s'il y a une relation entre eux.

Il n'y aurait aucune difficulté à admettre la nature centrosomique de la granulation des inclusions du *Cybister*, car Borrel aussi a montré des cas, où une partie seulement de l'idiosome se fragmente et se vacuolise, tandis qu'à côté on trouve des granulations centrosomiques normales qui persistent. La relation qui existe entre les

extrémités centrosomiques et les inclusions, est favorable à cette interprétation, car elle montre que cette relation n'est pas due au hasard, mais est d'un ordre plus intime. Cette relation prouverait alors, que les inclusions et les centrosomes font partie du même complexus cellulaire, et que la comparaison entre les inclusions et les pseudo-parasites n'est pas superficielle.

Si l'on admet cette interprétation on doit admettre chez le *Cybister* que l'idiosome, après avoir traversé une évolution atypique, est expulsé du corps du spermatocyte.

Quelques phénomènes qui se passent plus tard dans les spermatides, sont peut-être favorables à cette manière de voir. La « sphère » des spermatides a, comme je le montrerai, une origine et une structure chez le *Cybister* qui diffère de celle observée chez les autres Insectes : cette différence serait expliquée par l'absence de l'idiosome, que les éléments séminaux ont perdu, lorsqu'ils se trouvaient dans le stade de spermatocytes de premier ordre.

Enfin, avant de terminer l'étude des spermatocytes de premier ordre, je dirai quelques mots sur la fusion dégénérative de ces éléments. J'ai vu souvent, dans quelques régions de cette zone, des cavités beaucoup plus grandes que les cavités folliculaires, qui s'étendent parfois considérablement à l'intérieur du testicule, et sont remplies par des éléments qui ressemblent, en apparence seulement, aux spermatocytes. Ces éléments ont l'aspect de masses cytoplasmiques énormes, allongées ou rondes, avec un contour régulier et net et un contenu dense et homogène. Dans les figures 27 et 28 (pl. III et IV), j'ai représenté deux de ces masses, de grandeur différente. Elles naissent, sans aucun doute, du fusionnement de plusieurs spermatocytes, qui dégénèrent ensuite et sont digérés, servant à la nutrition des éléments séminaux normaux. Cette espèce de dégénérescence frappe toujours tous les spermatocytes de plusieurs follicules voisins, qui se trouvent à la phériphérie du testicule, tandis que les follicules du milieu du testicule sont pleins de spermatocytes.

La masse de spermatocytes (*sp*) fusionnés, que montre la figure

27 (pl. III), a une longueur de 39, 6 μ; elle est dense, homogène, granuleuse et se colore en violacé dans les préparations doublement colorées avec l'hématoxyline ferrique et la fuchsine. Elle ne présente aucune trace de la différenciation cytoplasmique des spermatocytes normaux. On trouve à son intérieur deux noyaux (A), différents comme grandeur et structure : le plus grand est oval, avec un diamètre longitudinal de 12, 6 μ, tandis que le diamètre du petit noyau est de 6 μ seulement. Dans les deux noyaux la chromatine se présente sous la forme de segments divisés longitudinalement, tout à fait comme les filaments chromatiques des noyaux des spermatocytes libres et normaux. Dans le petit noyau les segments chromatiques sont beaucoup plus petits, les traces de la division longitudinale plus effacées et les segments sont plus compacts, opaques, et absorbent les colorants avec moins d'électivité; il est évident que ce noyau se trouve dans un état de dégénérescence. Si l'on observe avec plus d'attention on voit qu'autour des deux noyaux se trouve une zone cytoplasmique plus dense, séparée du reste du cytoplasme par un contour régulier et circulaire. A l'intérieur de cette zone on voit des corps chromatiques de forme différente, des granulations, des fibres, des filaments même plus gros, qui ressemblent beaucoup aux segments chromatiques du noyau et qui présentent parfois encore des traces de division longitudinale. Enfin, on trouve souvent à l'intérieur du cytoplasme dense et homogène de ces masses, des centrosomes en forme de V ; il est donc certain qu'elles résultent du fusionnement de plusieurs spermatocytes. Après s'être fusionnés, les spermatocytes perdent la différenciation cytoplasmique caractéristique pour ce stade, et forment une masse commune, homogène et dense, qui dégénère rapidement ; à son intérieur les noyaux commencent à être digérés, diminuant progressivement de volume. C'est une vraie karyolyse, manifestée par la couleur générale violacée que prend la masse cytoplasmique, dans laquelle a diffusée la substance nucléaire.

Beaucoup de spermatocytes peuvent entrer dans la constitution de

pareilles formations, comme le montre la figure 28 (pl. IV), où l'on peut compter sur la même coupe onze noyaux dans la même boule. La majorité de ces noyaux présente un nucléole chromosomique (*Chr*) évident, et ceux qui se trouvent aux extrémités sont dans un état moins avancé de karyolyse, faisant justement partie des spermatocytes récemment fusionnés.

A cette espèce d'activité participent, non seulement les spermatocytes, mais aussi le tissu folliculaire de la paroi du testicule. Les noyaux folliculaires se trouvent à la surface des boules dégénérées (*n. f*, fig. 27 et 28, pl. III et IV), et leur chromatine est très abondante, divisée en grands et nombreux corps chromatiques. La paroi du testicule montre les signes d'épuisement nutritif, dont j'ai parlé au commencement : vacuolisation, décollement des deux bords épithéliaux, gouttes de graisse, etc.

La formation des boules dégénérées a un but trophique. Si l'on suit la série des coupes, ont voit que les boules sont soumises à un phénomène de corrosion ; elles ne sont plus l'une à côté de l'autre, mais séparées par des espaces irréguliers. La plupart d'entre elles sont entamées, fragmentées en petites boules, dans lesquelles les noyaux ne sont plus représentés que par de petites masses compactes de chromatine. Le désordre qui règne parmi ces petites boules, montre qu'à leur niveau, les masses spermatocytiques antérieurement formées, ont atteint le terme de leur existence et sont dissoutes pour nourrir les éléments séminaux normaux.

Dans les spermatides aussi l'on trouve un phénomène pareil de fusion dégénérative.

III. — LES DIVISIONS DE MATURATION

La prophase des spermatocytes de premier ordre est caractérisée par trois modifications principales : l'arrangement des centrosomes dans une position diamétralement opposée, la condensation spéciale du cytoplasme autour du noyau, et la constitution des chromosomes (fig. 29, 32, pl. IV).

D'habitude, à ce moment, il n'y a plus d'inclusions dans le cytoplasme des spermatocytes, et les centrosomes, libérés des rapports qu'ils avaient, s'éloignent l'un de l'autre, se rapprochent en même temps de la membrane du noyau. Ils se placent avec leur sommet sur la membrane du noyau et leurs branches s'écartent beaucoup l'une de l'autre. En même temps, les centrosomes sont beaucoup plus visibles, qu'à l'état de repos, car ils ont grossi et se sont allongés.

Le cytoplasme présente une différenciation spéciale, plus accusée que dans la période précédente. La zone interne se condense beaucoup autour du noyau, et forme, surtout sur l'un de ses côtés, une masse dense et granuleuse (*Z. i*). A partir de ce moment, il semble qu'une séparation s'établit entre les substances qui constituaient les deux zones. La zone externe devient plus claire et hyaline (*Z. e*), et perd la structure alvéolaire délicate qu'elle avait, à la suite du retrait de la substance qui constitue la zone interne. La substance de cette dernière zone change en même temps de structure; elle devient granuleuse, ce qui est probablement en rapport avec sa fibrillisation presque immédiate.

Dans un stade encore plus avancé (fig. 31, pl. IV), une bande circulaire de granulations apparaît à la périphérie de la zone interne, et forme une espèce de couronne, continue, tout autour de la cellule (*m*), de laquelle partent des fibrilles granuleuses ramifiées, qui se terminent à la surface de la cellule. Les fibrilles et la couronne granuleuse se continuent et semblent être formées de la même substance.

Grâce à toutes ces modifications, le corps du spermatocyte en prophase, est constitué par trois régions différentes : une région périphérique hyaline (*Z. e*), une région étroite, granuleuse, (la couronne granuleuse, *m*), et une région interne (*Z. i*) dense, en contact immédiat avec le noyau. On doit prêter une attention spéciale à cette différenciation cytoplasmique, car elle se maintiendra et s'accentuera pendant tout le cours de la division de maturation. La couronne granuleuse formera un cercle continu autour de la figure de division et l'accompagnera dans toutes ses modifications. A cause de sa manière

de se comporter et de sa structure granuleuse, je suis enclin à la considérer comme représentant les mitochondres de Benda. Elle se présente comme les mitochondres, tantôt sous forme de granules plus ou moins indépendantes, tantôt sous forme de filaments granuleux. La région qu'elle occupe se distingue, non seulement par sa composition, mais aussi par la couleur spéciale qu'elle prend sur les coupes; je regrette de ne pas avoir employé la technique de Benda, pour mettre mieux en évidence ces granulations spéciales.

A l'intérieur du noyau se trouvent les chromosomes, ayant la forme de corps courts et massifs, et un réseau plastinien, l'origine du fuseau, que j'ai encore mieux vu sur d'autres préparations que celles représentés figure 31 (pl. IV).

Je crois que le nombre des chromosomes est de douze, sans compter le nucléole chromosomique. C'est vrai que j'en ai compté tantôt onze, tantôt douze, tantôt quinze ; je crois que le nombre quinze est trop grand et doit être dû à la fragmentation du nucléole chromosomique, chose possible ici aussi, comme on l'a constaté chez d'autres Insectes.

Les spermatocytes, comme on l'a vu, ont la propriété de se fusionner, d'une manière normale, sans que leur évolution ultérieure soit modifiée. La figure 32, (pl. IV), réprésente deux spermatocytes fusionnés, en prophase, formant une masse cytoplasmique commune, longue de 34 μ. Les deux noyaux sont situés aux extrémités et sont entourés chacun par une zone de cytoplasme condensée (*Z. i*), et par leurs propres mitochondres (*m*), de sorte que la fusion n'intéresse que la zone externe (*Z. e*) des spermatocytes. Cette fusion montre encore plus la différence fonctionnelle, qui existe entre les deux substances du corps du spermatocyte.

Dans la métaphase (fig. 33, pl. IV), les centrosomes se trouvent aux deux pôles du fuseau, avec les branches détachées, les fibres du fuseau étant fixées dessus. Le contour de la cellule, assez régulier, présente des prolongements hyalins seulement du côté des centrosomes. Les chromosomes, disposés irrégulièrement en une couronne

équatoriale pleine, ont au commencement de la métaphase une forme de haltères, qu'ils perdent immédiatement que la division commence. Avant de se diviser ils s'allongent dans la direction de l'axe du fuseau, s'amincissent un peu au milieu, et ensuite se séparent en deux chromosomes fils, de forme rectangulaire (fig. 33, b, pl. IV) qu'ils gardent jusqu'à ce qu'ils arrivent aux pôles (fig. 35, pl. IV). Il existe une fibre pour chaque extrémité des chromosomes primaires.

Dans un spermatocyte en métaphase (fig. 33 a, pl. IV), l'on rencontre la différenciation esquissée dans la prophase, c'est-à-dire, à la périphérie de la cellule, la zone cytoplasmique hyaline (*z. e*), ensuite, la couronne de mitochondres (*m*), et en troisième lieu, une couche de fibres délicates (*z. i*). La figure de division, formée par les fibres du fuseau (cônes attractifs) et les chromosomes, est entièrement contenue à l'intérieur des trois zones, qui s'emboîtent l'une dans l'autre. La zone cytoplasmique hyaline (*z. e*) ne présente rien de particulier. La couronne mitochondrique (*m*) s'étend autour de la cellule, plus large sur les côtés que dans les régions polaires où elle vient en contact avec les centrosomes. La couche fibrillaire (*z. i*) qui suit immédiatement la couronne mitochondrique, est constituée par des fibrilles complètes, entières, qui vont sans interruption d'un pôle à l'autre ; elle représente la zone cytoplasmique interne, condensée autour du noyau pendant la prophase (fig. 29-32, pl. IV). Le fuseau est donc constitué par deux parties d'origine différente : les fibres centrales et les fibres périphériques. Les fibres centrales sont les fibres des cônes attractifs, et proviennent du réseau plastinien du noyau en prophase. Les fibres périphériques entières ont une origine cytoplasmique, et naissent par la transformation fibrillaire de la zone cytoplasmique interne, qui se condense autour du noyau et dans laquelle sont plongés les centrosomes, en prophase. La portion périphérique du fuseau, peu visible et peu développée à ce moment, devient nette et puissante, dès le commencement de l'anaphase (fig. 35, *z. i*, pl. IV). Son rôle est très important, car elle formera le *Ne-*

benkern. En ce qui regarde la formation du *Nebenkern* je suis arrivé à des résultats différents que Meves (**1900**), et c'est pourquoi j'attire l'attention sur cette formation.

Les coupes transversales, à travers les spermatocytes en métaphase, sont intéressantes, car on voit mieux que dans les vues de profil, les rapports entre les différentes parties (fig. 34, pl. IV). Dans ces coupes on trouve aussi la couronne mitochondrique (*m*), ce qui prouve que les mitochondres forment une enveloppe complète autour de la figure de division. Entre la couronne et le groupe de chromosomes, la couche de fibres du fuseau périphérique (*z. i*) est disposée en plusieurs faisceaux, coupés transversalement. Les douze chromosomes forment une plaque équatoriale pleine.

Dans l'espace circonscrit par la couronne mitochondrique, j'ai vu très souvent, outre les chromosomes, deux petits corps chromatiques, qui résultent probablement de la division du nucléole chromosomique. Ces petits corps ont été aperçus aussi dans les vues de profil (fig. 33, pl. IV), dans lesquelles on aperçoit l'un près de la plaque équatoriale, l'autre près du pôle. Des corps chromatiques pareils, plus petits que les chromosomes, excentriques et plus lents dans leur mouvement, ont été rencontrés aussi pendant la deuxième division de maturation, et chaque spermatide recevra l'un de ces corps. On doit donc admettre que le nucléole chromosomique se divise en deux moitiés pendant la première division de maturation, et que chaque moitié qui revient à un spermatocyte de deuxième ordre, se divise de nouveau. D'ailleurs la forme de tétrade que possède le chromosome accessoire, à l'état de repos des spermatocytes de premier ordre, indique son sort ultérieur.

Dans l'anaphase (fig. 35 et 36, pl. IV), entre les deux groupes de chromosomes fils qui s'éloignent, apparaît un espace central clair (*sp*) où se trouvent les fibres connectives. Ces fibres sont peu nombreuses, probablement vingt-quatre, car elles sont le double du nombre des chromosomes primaires (fig. 33 b, pl. IV). Elles sont assez grosses, ont une réfringence spéciale et une marche sinueuse,

même quand l'anaphase est terminée, qui contraste avec les fibres attractives, tendues.

A la suite de l'apparition de l'espace central, les fibres périphériques (*z. i*) deviennent beaucoup plus visibles que pendant la métaphase ; et quand l'anaphase est terminée, l'espace central est allongé et les découvre dans toute leur longueur (fig. 33-38, pl. IV et V).

Quand l'anaphase est terminée (fig. 37 et 38, pl. IV et V), l'on voit dans chaque spermatocyte de deuxième ordre, une masse compacte de chromatine, plus ou moins lobée, résultant de la fusion des chromosomes. D'un côté et de l'autre de cette masse, presque latéralement, se trouve une baguette centrosomique. Pendant l'anaphase, les deux branches du centrosome en forme de V s'éloignent progressivement, et se préparent pour une deuxième division. La deuxième division se fait dès que les baguettes centrosomiques se trouvent dans un plan perpendiculaire au premier plan de division. La deuxième division de maturation, a donc lieu presqu'immédiatement après la première, sans aucun stade intermédiaire de repos, et avant même que les deux spermatocytes de deuxième ordre aient eu le temps de se séparer. Grâce à cette rapidité on arrive à la formation des images représentées dans les figures 41 et 42 (pl. V) où les quatre spermatides sont unies entr'elles.

Avant d'entrer dans la description de ces phénomènes, je dirai quelques mots sur les fibres périphériques du fuseau.

On sait que, dans l'anaphase, la figure de division change de forme, s'allonge, et se rétrécit en même temps, grâce au dédoublement de la plaque équatoriale, et au déplacement des chromosomes vers les pôles (comparez la figure 35 et 36, avec la figure 33). A la suite de ce changement, la couronne mitochondrique, qui pendant la métaphase était presque appliquée sur la figure de division, dans l'anaphase se sépare de cette dernière par un intervalle assez grand (fig. 35 et 36, pl. V). L'apparition de l'espace clair, au centre de la figure de division, découvre en dedans, la couche périphérique de fibres, qui apparaît dans toute sa netteté.

Ces fibrilles retiennent avec intensité les colorants et avec la fuchsine se colorent en rose vif. C'est d'ailleurs la seule partie de la cellule qui retient vivement les colorants cytoplasmiques, tout le reste garde un ton pâle. Grâce à ces descriptions, on comprendra facilement les dispositions représentées dans les figures 37, 38, 41 (pl. IV et V), où l'on trouve un espace central allongé, limité par deux faisceaux de fibres longitudinales, tendus entre les deux masses chromatiques compactes. Les fibres connectives de l'espace central sont à peine visibles, et comme elles sont peu nombreuses, elles ne peuvent avoir aucune importance et aucun rôle. En jugeant par analogie, peut-être que les choses se passent de la même manière chez d'autres Insectes également, et le rôle important que jouent les fibres périphériques, a peut-être été attribué à tort aux fibres connectives.

Les coupes transversales à travers la région intermédiaire d'un spermatocyte en télophase (fig. 39, pl. V), se distinguent de celles reproduites sur la figure 34, par deux caractères principaux : l'existence d'un espace central, clair (*sp*) et d'une deuxième couronne (*z. i*), qui entoure cet espace. Ces deux caractères distinctifs sont indiqués dans les descriptions précédentes. L'espace clair central s'est formé par le dédoublement de la plaque équatoriale ; et la deuxième couronne est formée par les fibres périphériques du fuseau. Ces dernières se sont éloignées de la couronne mitochondrique, à la suite du rétrécissement de la figure de division, elles perdent l'arrangement en faisceaux, qu'elles avaient dans la métaphase (fig. 34. *z. i*, pl. IV), et constituent une couche fibrillaire continue.

La couronne mitochondrique continue à entourer complètement la figure de division, et s'allonge aussi comme cette dernière. En même temps, les baguettes centrosomiques s'éloignent de plus en plus, et la moitié du chromosome accessoire se divise aussi en deux quarts, un quart pour chaque future spermatide. Dans la figure 38 (pl. V), j'ai représenté un spermatocyte de deuxième ordre, dans lequel j'ai nettement vu deux corps chromatiques rapprochés, entourés d'une auréole claire, qui correspondent à des quarts du nucléole chromosomique

(*Chr*). Le spermatocyte étant prêt à entrer dans la deuxième division, il est certain que les deux nucléoles chromosomiques voisins, sont nés de la division d'un seul corps. Leur forme presque carrée sur les coupes, leur position excentrique, éloignées de la chromatine nucléaire, leur auréole achromatique, font voir, qu'il s'agit du même élément qui s'est mis en évidence, dès la métaphase de la première division.

Avant que la deuxième division de maturation ne commence, l'union formée par la région moyenne de la couronne mitochondrique et les fibres périphériques, entre les spermatocytes de deuxième ordre, doit cesser. La figure 40 (pl. V), montre un stade semblable. A ce moment, les deux spermatocytes réunis, prennent une forme de haltère, grâce à la persistance de la couronne mitochondrique (*m*). La couronne mitochondrique qui avait une forme rectangulaire dans le stade précédent (fig. 37, 38, pl. IV et V), s'étrangle de plus en plus et s'amincit dans la région moyenne (fig. 40, pl. V). Il résulte une disposition qui ressemble beaucoup à celle de la figure 61 que Henking (**1891**) donne pour le *Pyrrhocoris apterus ;* et cela d'autant plus que l'enveloppe de la figure de division, formée par les « sphérules vitellines » (Henking) est de nature mitochondrique, d'après l'interprétation donnée par Meves. A la suite de l'étranglement de la couronne mitochondrique, les deux bandes latérales de fibres périphériques des figures 37 et 38, se sont rapprochées l'une de l'autre, transformant ainsi la gaîne fibrillaire (*z. i*, fig. 39), en un cordon fibrillaire, plein (*z. i*), Ce cordon ayant une position centrale, a déterminé par sa formation la disparition de l'espace clair (*sp*) des stades précédents. La pression exercée par la couronne mitochondrique, étant plus puissante dans la région moyenne, le cordon fibrillaire est aussi plus mince au milieu et plus élargi aux extrémités, où pour la même raison peuvent persister des restes de l'espace central précédent.

L'élargissement du cordon aux extrémités est du aussi à une autre cause : notamment à l'arrangement en vue de la deuxième division des deux baguettes centrosomiques des spermatocytes de deuxième

ordre. La majorité des fibres phériphériques dans les stades précédents. (fig. 38 pl. V) paraissent fixées, avec leurs extrémités, directement sur la masse chromatique nucléaire. Mais elles gardent probablement dans ce stade aussi, leur rapport primitif avec les centrosomes, et leur insertion sur la masse chromatique est une simple apparence, due au tassement de ces fibres par les masses chromatiques, arrivées au pôle. Du reste, dans d'autres dessins (fig. 37, pl. IV) on voit très bien, d'un côté de la cellule, plusieurs fibres qui s'étendent jusqu'à la baguette centrosomique, sur laquelle elles sont fixées. Quand les baguettes centrosomiques se disposent, en vue de la deuxième division, elles déplacent avec elles les extrémités des fibres phériphériques, ce qui produit leur divergence. (fig. 40, pl. V).

Chaque moitié du cordon fibrillaire reste dans un spermatocyte de deuxième ordre et forme les fibres phériphériques du fuseau suivant; et chaque moitié de la couronne mitochondrique reste dans le spermatocyte respectif. Donc, l'étranglement du cordon fibrillaire et de la couronne mitochondrique s'accentue jusqu'à leur division complète et on arrive de cette manière, aux dispositions intéressantes, représentées dans les figures 41 et 42, (pl. V).

On doit remarquer que toutes les modifications décrites, ne se font pas sous l'influence de la plasmodiérèse; la zone cytoplasmique externe ne prend pas part non plus à leur formation. Dans la figure 40, (pl. V) le corps du spermatocyte de premier ordre est allongé; il n'y a aucune trace d'étranglement de la paroi cellulaire, et nulle indication de plaque cellulaire. La chromatine, les fibres du fuseau et la couronne mitochondrique, se divisent à l'intérieur de la membrane du spermatocyte mère et de sa zone cytoplasmique externe (*z. e.*), tout à fait comme dans un sac inerte. Cette inertie et cette indépendance, persistent pendant la deuxième division (fig. 41 et 42 pl. V) ainsi résulte la réunion des quatre spermatides. C'est pour ces considérations que je suis d'avis que la substance cytoplasmique qui constitue la zone interne et qui se différencie d'une manière si évidente dès la première prophase spermatocytique.

correspond en quelque sorte au « protoplasme supérieur » de Prenant.

Le cordon fibrillaire (*z. i.* fig. 40), grâce à sa position centrale et axiale et aux rapports qu'il possède, prend en tout l'apparence d'un faisceau formé par des fibres connectives. Mais on a vu que ces fibres sont trop peu nombreuses, et ne peuvent, par aucun moyen, donner naissance à un cordon aussi volumineux,

L'origine du cordon est donc purement cytoplasmique et pas nucléaire ; quelques petites fibrilles comme celles qui naissent de l'étirement des chromosomes fils, sont incapables de donner une formation pareille, qui représente à ce moment, la plus grande partie de la substance solide de la cellule en division. Qui sait si l'on n'a pas fait une confusion semblable chez d'autres animaux, où l'on a donné aux fibres connectives, le rôle prépondérant dans la formation du *Nebenkern*.

La deuxième division de maturation se fait dans un plan, qui est d'habitude perpendiculaire sur celui de première division. Les deux spermatocytes de deuxième ordre se divisent en même temps, et grâce à ce synchronisme et aux connexions entre les jeunes spermatides, on obtient les images représentées dans les figures 41 et 42, (pl. V). Elles sont pareilles à celles de la première division, avec la seule différence qu'elles sont doubles. Le dessin 41 qui figure l'anaphase terminée de la deuxième division, ressemble à un médaillon double : les deux figures de division sont à côté l'une de l'autre et complètement séparées à l'intérieur du sac commun, dont on connaît la constitution. La forme ovale est due aux couronnes mitochondriques, aux sommets desquelles se trouve une baguette centrosomique. Entre les masses chromatiques polaires, se trouve de nouveau un espace central clair, traversé par quelques fibres connectives et limité par une couronne de fibres périphériques. Le cordon fibrillaire du stade précédent (*z. i.* fig. 40) a été de nouveau divisé en une espèce de gaîne fibrillaire, par le déplacement de la chromatine spermatocytique, réduite de moitié. L'étranglement

plasmodiérétique commence à se montrer, d'abord dans un plan perpendiculaire au premier plan de division (fig. 42, pl. V) séparant les spermatides de la même génération qui restent encore unies entr'elles. Avant que cette séparation ne s'accomplisse, la gaîne des fibres phériphériques se transforme de nouveau en cordon fibrillaire central (*z. i.* fig. 42), et la masse chromatique de chaque spermatide, commence à s'acheminer vers une structure nucléaire.

Avant de terminer cette partie, je dirai quelques mots de la figure 43 (pl. V), qui ressemble, à première vue, avec le groupe de quatre spermatides formé par les deux divisions (fig. 42, pl. V). Il est vrai que la ressemblance est parfaite, en ce qui concerne les rapports entre les quatre cellules groupées, mais la valeur des cellules est différente. Chaque élément de la figure 43 (pl. V) représente un spermatocyte de deuxième ordre, mais non une spermatide comme dans la figure 42, et la preuve de cette interprétation est l'existence de deux baguettes centrosomiques dans chacune d'elles.

La figure 43 résulte donc de la fusion normale de deux spermatocytes de premier ordre, qui se trouvent à la fin de la première division de maturation.

A cause de la fusion habituelle des chromosomes, pendant les divisions de maturation, je n'ai pu les compter. Mais, considérant le nombre et la forme que possèdent les chromosomes, pendant la métaphase de la première division (fig. 33a pl. IV), et vu les données établies par d'autres, pour des cas analogues, je crois que l'on peut admettre que les spermatocytes de deuxième ordre contiennent douze chromosomes fils, et les spermatides six. La réduction numérique des chromosomes s'effectue donc pendant la deuxième division de maturation.

IV. — LES SPERMATIDES

Au commencement de leur formation, c'est-à-dire quand les quatre cellules sont encore réunies entr'elles (fig. 42, pl. V), chaque spermatide contient une masse chromatique compacte, un chromosome

accessoire (*chr*), une baguette centrosomique (*c*), et une moitié du cordon fibrillaire (*z. i*).

La baguette centrosomique (*c*) se trouve à une certaine distance de la masse nucléaire, et on observe qu'elle est déjà en relation directe avec un petit filament axile (*fil*, fig. 42). Le filament chez le *Cybister* est plus mince et apparaît plus tard que chez *Pygaera bucephala* (Meves, **1897**, **1900**).

Les premières modifications qui se passent, intéressent la masse chromatique compacte, à l'intérieur de laquelle apparaissent de nombreuses vacuoles de grandeurs différentes. Les vacuoles se multiplient et grandissent continuellement, et transforment la masse chromatique en un réseau ou en un système d'alvéoles, dont les parois sont formées de chromatine. De cette manière s'organise le noyau de la spermatide, dont la structure réticulaire ou alvéolaire est typique pour ce premier stade. Les vacuoles deviennent plus grandes au centre, et repoussent à la périphérie du noyau, la majorité de la substance chromatique (fig. 44 et 45, pl. V). Pendant la reconstitution du noyau, la baguette centrosomique se rapproche, et entre en contact avec la membrane nucléaire, et notamment avec son extrémité interne (fig. 45-47, pl. V). Le rapprochement du centrosome peut ne pas être actif, mais passif, c'est-à-dire dû en grande partie au fait, qu'à ce moment les spermatides perdent leurs relations réciproques, et régularisent la forme de leur corps et leur contour. La baguette centrosomique, dont la longueur est à présent d'environ 3,6 μ, s'étend, rectiligne, entre la paroi du noyau et la membrane cellulaire, et c'est à partir de ce dernier point de contact sur la membrane, que commence le mince filament axile (fig. 46 et 47 pl. V). Dans la région centrosomique, le contour de la cellule est encore irrégulier ; il présente plusieurs proéminences courtes et arrondies, qui peut-être sont en rapport avec la différenciation extracellulaire du filament axile.

Le chromosome accessoire ne prend pas part à la reconstitution du noyau. Il se trouve dans le cytoplasme de la spermatide, avec le

même aspect qu'au commencement, près du noyau ; sa forme est carrée, il est entouré d'une auréole claire, et retient avec intensité l'hématoxyline ferrique. Le nucléole chromosomique ne se trouve pas d'habitude dans la région polaire, où est le centrosome, mais dans la région équatoriale de la spermatide, près du cordon de fibres (fig. 44, pl. V).

Le cordon fibrillaire, qui unit les deux spermatides sœurs, entre en dégénérescence. Au commencement, il est de la même grosseur dans toute sa longueur (fig. 42, pl. V); ensuite il commence à s'amincir dans la région équatoriale où il perd sa structure fibrillaire ; il y devient presque homogène et incolore, et cette région contraste avec ses extrémités polaires, qui restent grosses, fibrillaires et vivement colorées (fig. 44 et 45, pl. V). La région moyenne se déchire, et les deux extrémités, qui représentent la plus grande partie de la substance du cordon, restent dans les spermatides. Les restes du cordon, si l'on peut appeler ainsi ces parties importantes, se rétractent immédiatement, et constituent un corps sphérique, le *Nebenkern*, qui se trouve près du noyau, c'est-à-dire, conserve la situation polaire du cordon (fig. 46 et 47, pl. V).

Il importe de savoir ce que deviennent les mitochondres dans les spermatides. Dès le commencement de la formation des spermatides (fig. 42, pl. V), les mitochondres perdent leur arrangement caractéristique en couronne, et se répandent dans le cytoplasme sous forme de chondromites ramifiés. Je crois que les mitochondres se dispersent sans localisation déterminée, dans la charpente spongioplasmique de la spermatide. Si l'on observe les spermatides dans leurs différents stades, on constate que leur structure cytoplasmique devient de plus en plus fine et délicate. Au début, dans la phase vacuolaire du noyau (fig. 44-47, pl. V), leur corps est assez transparent. En dehors de la partie fibrillaire du cordon, qui attire immédiatement l'attention par son volume et sa coloration, on ne voit plus qu'un réseau formé par des filaments granuleux, pâles, répandus d'une manière uniforme dans toute la cellule. Les mitochondres

entrent probablement dans la constitution de ce réseau cytoplasmique lâche. J'ai vu parfois un amoncellement granuleux, ayant les mêmes caractères que le reste du réseau, localisé en forme d'enveloppe autour du noyau et du *Nebenkern*, mais probablement cette partie granuleuse n'a aucune importance (fig. 46, pl, V). Il n'existe presque pas de spongioplasme ; dans tous les cas on ne le voit pas pendant les divisions de maturation et il n'y a que les filaments granuleux ramifiés, se détachant de la couronne mitochondrique, qui présentent l'aspect spongioplasmique. L'apparition du spongioplasme dans les spermatides, coincide avec la disparition de la couronne mitochondrique. Il y a donc probablement, une relation génétique entre ces deux formations, et cela d'autant plus que le spongioplasme présente dans cette phase, les mêmes caractères optiques et de coloration que les mitochondres.

Quand les spermatides entrent dans la deuxième phase, le cytoplasme prend un ton général plus foncé, dû au développement du spongioplasme. Le spongioplasme devient très abondant, ses alvéoles sont plus régulières et beaucoup plus petites, et acquièrent une finesse plus prononcée que dans la première phase, ce qui doit être dû à l'éparpillement des mitochondres (fig. 48 et 49, pl. V). Enfin, pour terminer la description de la première phase des spermatides, je dois rappeler une observation qui peut avoir une certaine importance. J'ai souvent vu à l'intérieur du cordon fibrillaire des spermatides, des parties qui se colorent avec les colorants nucléaires, qui doivent donc être formées par de la chromatine. Ce sont des traînées (fig. 44, pl. V), ou des granules (fi. 45, pl. V), qui se colorent en noir avec l'hématoxyline ferrique. Je les ai toujours vues à l'intérieur du cordon de fibres, et disposées parallèlement à son axe longitudinal ce qui indique que l'on peut considérer ces particules, comme représentant des petites portions de la substance nucléaire, restées en dehors. A cause de leur situation, ces petites parties restent dans le *Nebenkern* (fig. 46, pl. V), où je crois qu'elles dégénèrent. Des observations analogues ont été faites par Henking chez le *Pyrrhocoris apterus*.

Le *Nebenkern*, qui, au commencement de sa constitution était fibrillaire, change de structure dans cette phase même, et devient complètement homogène et sphérique.

En résumé, les spermatides dans la première phase, sont caractérisées par un noyau à structure alvéolaire, ayant un diamètre de 6, 3 μ et un *Nebenkern* accolé au noyau. Le *Nebenkern* se présente sous la forme d'un corps sphérique, fibrillaire au commencement, ensuite homogène, avec un contour bien limité et un diamètre d'environ 4 μ. Le centrosome, sous forme de baguette longue de 3, 6 μ, s'étend de la paroi du noyau jusqu'à la membrane de la cellule, et se termine par le filament axile extra-cellulaire. Dans cette phase, le centrosome n'a aucun rapport avec le *Nebenkern*. Le nucléole chromosomique se trouve dans le voisinage du noyau et du *Nebenkern*. Le corps de la spermatide est presque sphérique, avec un diamètre de 15 μ, il est transparent et traversé par un spongioplasme grossier et granuleux. Sur les coupes doublement colorées, avec l'hématoxyline ferrique et la fuchsine, le corps cellulaire reste incolore, le spongioplasme prend une légère coloration grisâtre ; le noyau, la baguette centrosomique, le nucléole chromosomique et le filament axile, se colorent en noir, et le *Nebenkern* en rose vif.

Dans la deuxième phase (fig. 48-52. pl. V et VI), les spermatides sont caractérisées par : l'existence d'une « sphère » (*S*), par les rapports étroits entre la baguette centrosomique et le *Nebenkern*, et par la différenciation de ce dernier. A côté de ces phénomènes principaux, il y en a d'autres secondaires, relatifs à la structure du noyau et du cytoplasme. L'aspect de la spermatide est changé, elle se colore facilement, et contraste beaucoup, à ce point de vue, avec le stade précédent. Le noyau commence à diminuer. On remarque surtout qu'il change de structure et perd beaucoup de sa colorabilité ; la chromatine se résout en segments allongés, pâles, droits ou repliés. Le cytoplasme tend à prendre une structure plus homogène et plus dense, grâce au développement uniforme et égal du spongioplasme, phénomène que j'ai déjà mentionné.

Dans le cytoplasme, se trouve la « sphère » (S), collée sur la paroi du noyau et constituée par un corps solide, sphérique, assez grand, entouré d'une zone claire sphérique, étroite et à contour net vers l'intérieur, et vers l'extérieur. Le corps sphérique central, est pâle sur les coupes colorées avec la fuchsine, après l'hématoxyline ferrique. Mais j'ai observé plus tard, qu'après la coloration simple avec l'hématoxyline ferrique, le corps central reste coloré en noir, d'une manière tout aussi intense que la chromatine nucléaire, ce qui me fait croire que sa couleur faible dans la coloration double, est due à l'acidité de la fuchsine. A côté de la sphère, se trouve une masse cytoplasmique homogène, délicate, pâle, de forme irrégulière. Cette masse tantôt entoure la sphère de tous les côtés (pl. V, fig. 48), faisant mieux ressortir l'auréole claire du corpuscule de la sphère, tantôt est située sur un côté de la sphère (fig. 49 et 51, pl. V).

La position de la sphère diffère, suivant l'état d'évolution de la spermatide. Dans les spermatides peu avancées, que l'on peut reconnaître à l'état non différencié du *Nebenkern*, la sphère se trouve près du noyau et du *Nebenkern*, notamment dans l'angle formé par ces deux organes cellulaires (fig. 48, pl. V). Plus tard, quand le *Nebenkern* a une structure plus différenciée, la sphère est éloignée du *Nebenkern*, mais elle est toujours en contact avec la membrane du noyau (fig. 49, pl. V). Enfin, dans un stade plus avancé, elle est située à l'extrémité antérieure de la spermatide, devant le noyau, du côté diamétralement opposé au *Nebenkern* (fig. 52, pl. VI). Ceci prouve que la sphère se déplace, glisse sur la surface du noyau, et s'arrête quand elle est arrivée au pôle antérieur de la spermatide. Pendant ce déplacement la forme de la cellule commence à changer et à s'allonger.

Quelle est l'origine de la sphère? A la suite des descriptions faites, je crois que l'on peut répondre sans hésitation, que la sphère naît du chromosome accessoire. On a vu précédemment que, dans chaque jeune spermatide il y a un nucléole chromosomique, près du noyau, constitué par deux parties : un corps chromatique central, entouré

d'une auréole claire (fig. 42, 44. 47. pl. V). Il y a une petite différence entre cet élément des jeunes spermatides et la sphère ; le premier, est très chromatique, carré sur les coupes, et l'auréole qui l'entoure, est irrégulière. Les transformations qui se passent plus tard dans la spermatide, peuvent très bien modifier le nucléole chromosomique aussi, et elles ont peu à faire pour le transformer en sphère : elles n'ont en effet, qu'à changer un peu sa nature chromatique, arrondir les angles, et donner un contour régulier à l'auréole.

La description que je donne de la sphère chez le *Cybister*, diffère complètement, comme structure et origine, de celle que les auteurs ont trouvé chez d'autres Insectes. Je discuterai plus tard cette question, après avoir montré les transformations par lesquelles passe le *Nebenkern*.

Nous avons laissé le *Nebenkern* à l'état de corps sphérique, homogène, à contour bien net, ayant une électivité prononcée pour les colorants cytoplasmiques (fig. 46. pl. V). Très souvent il contientà ce moment des corps chromatiques. comme je l'ai déjà dit, et une petite vacuole circulaire (fig. 46, 49, pl. V). La vacuole représente la persistance de l'espace central clair (*sp*) de l'anaphase qui peut persister quelque temps, même après la formation du cordon fibrillaire (*Z i*). L'existence de cette vacuole au milieu du *Nebenkern*, à côté des restes chromatiques, est une preuve de plus en faveur de l'origine que j'ai indiquée pour le *Nebenkern*, chez le *Cybister*.

Quand la spermatide entre dans la deuxième phase, le *Nebenkern* perd son intensité de coloration, devient pâle, et un double contour apparaît à sa périphérie. Aux dépens du *Nebenkern* se formera une membrane comme je le décrirai plus tard, qui s'éloigne du reste de la masse centrale. Elle laisse autour de cette dernière un espace libre, plein probablement de liquide, qui isole la masse centrale du *Nebenkern*. du cytoplasme environnant (fig. 51 et 52, pl. V et VI). La figure 51 (pl. V) donne une idée assez exacte de l'aspect qu'a le *Nebenkern* arivé à cet état de développement. On voit qu'il forme avec son enveloppe un corps plus grand que le noyau. L'enveloppe se replie aux

deux extrémités et semble pénétrer dans la masse centrale, pour la diviser en deux moitiés. Le long de la région moyenne du *Nebenkern* on voit une ligne, qui le traverse dans toute son épaisseur, et qui se réunit aux extrémités avec la membrane enveloppante. Cette division du *Nebenkern* en deux moitiés, est due au centrosome. La baguette centrosomique, qui n'avait aucune relation avec le *Nebenkern* dans la première phase, s'en rapproche et se place dessus. L'enveloppe et la masse centrale du *Nebenkern*, se replient autour de la baguette centrosomique qu'elles entourent de toutes parts, — de là l'apparence optique d'une division. Le centrosome se trouve donc, au milieu du *Nebenkern,* ayant une longueur égale à ce dernier. A cause de l'allongement du corps cellulaire, le filament axile doit s'allonger et devenir intra-cellulaire sur une certaine étendue, attiré qu'il est à l'intérieur de la cellule. par la baguette centrosomique. J'ai montré tous ces rapports dans la figure 6 (texte), où l'on peut voir schématiquement, la composition des trois parties du filament axile: une partie initiale, une moyenne et une terminale. La partie initiale, d'origine centrosomique, est la plus grosse, et ne dépasse pas la région du *Nebenkern:* mais la partie intermédiaire s'étend de l'extrémité postérieure de ce dernier, jusqu'à la périphérie de la cellule. Il est probable que cette dernière portion est formée par la partie du filament extracellulaire qui a été attirée à l'intérieur de la cellule, à la suite du déplacement du noyau et du *Nebenkern* vers l'extrémité antérieure, et aussi à la suite de l'allongement du corps de la spermatide. Enfin, la troisième portion, terminale, est formée par le filament extracellulaire qui existait dès le commencement de la formation de la spermatide (fig. 42, pl. V, *fil*).

La membrane qui entoure le *Nebenkern* est une différenciation de sa propre substance et se forme de la manière suivante. Des globules ou sphérules clairs, limités par une enveloppe membraniforme, commencent à apparaître sur la surface du *Nebenkern*, qui est sphérique et homogène. Les sphérules apparaissent, au commencement, sur une partie seulement du *Nebenkern* (fig. 48, pl. V) ; ensuite, elles

se développent tout autour, formant une rangée périphérique (fig. 49, pl. V).

Les parois latérales de cette rangée de globules, se détachent de la masse centrale du *Nebenkern*, et une enveloppe simple se forme autour de cette masse ; elle s'en éloigne de plus en plus, grâce à une substance liquide qui augmente progressivement.

La baguette centrosomique se place sur la surface du *Nebenkern* ainsi constitué, et on obtient les images caractéristiques pour ce stade (fig. 51 et 52, pl. V). Le *Nebenkern*, pourvu d'une enveloppe, continu à modifier sa substance ; le procès formatif des globules ou sphérules claires, continue de la périphérie vers le centre de la masse centrale (fig. 51, pl. V), qui, finalement, perd l'homogénité précédente. A la suite de la transformation décrite, toute la masse centrale a une structure sphérulaire, et correspond probablement au stade « morulaire » des autres auteurs. Dans cette phase le *Nebenkern* reste presqu'incolore, et c'est ce qui rend sa structure difficile à voir.

C'est la dernière phase de modification structurale du *Nebenkern*, car, dorénavant, il s'allonge et accompagne le filament axile dans son développement. Pendant la différenciation du *Nebenkern*, le noyau de la spermatide diminue, et les segments chromatiques se disposent à la périphérie où ils se fusionnent en partie, laissant un espace clair au milieu du noyau (fig. 51 et 52, pl. V et VI).

Avant de décrire la transformation des spermatides et la formation des spermatozoïdes, je veux faire une étude critique de la sphère et du *Nebenkern*, pour mieux faire ressortir les différences qui existent entre mes résultats et ceux des autres auteurs.

On peut donner une définition générale de la sphère, définition qui peut être appliquée aux Vertébrés et aux Invertébrés : c'est une formation cytoplasmique, dense et homogène, qui contient le centrosome, au moins pendant quelque temps, et qui donne naissance aux formations apicales de la tête des spermatozoïdes, le capuchon céphalique et le bouton terminal. La sphère, définie de cette manière, est considérée

comme un organe cellulaire autonome, qui existe dans les spermatogonies et qui se transmet par la division, à la dernière génération des éléments séminaux, aux spermatides. Mais, dans la spermatide elle commence à se différencier pour former la partie cytoplasmique antérieure de la tête du spermatozoïde. Donc, pour donner à une formation le nom de sphère, elle doit présenter les trois caractères fondamentaux suivants :

a. — Représenter un organe cellulaire proprement dit, c'est-à-dire qui puisse être suivi dans toute la lignée des éléments sexuels, spermatogonies, spermatocytes et spermatides.

b. — Contenir le ou les centrosomes, à l'état de repos, et avant le commencement de la transformation des spermatides.

c. — Former le bouton terminal (*Spitzenknopf*) de la tête du spermatozoïde et le capuchon céphalique (*Kopfkappe*), quand il existe.

Une sphère pareille, définie surtout d'après les travaux de Meves et Lenhossek, n'a pas été décrite chez les Insectes. Suivant Platner (**1886**, **1889**), Henking (**1890**) et Toyama (**1893**), la sphère, chez les Insectes, aurait une origine mitosomique, tandis que suivant Paulmier (**1899**) elle naît directement du *Nebenkern*, lequel, d'après lui, n'a pas une constitution fibrillaire. Enfin chez le *Cybister*, comme j'ai eu l'occasion de le dire, la sphère naît du nucléole chromosomique. Cela fait donc en tout, trois opinions différentes, toutes les trois s'éloignant de la définition précédente.

Platner (**1886** et **1889**) trouve chez les Lépidoptères, et surtout chez *Pygaera bucephala* et *Sphinx euphorbiae*, que la sphère, à laquelle il donne le nom de « petit mitosome », ainsi que le *Nebenkern* ou « le grand mitosome », naissent, en même temps, des fibres d'union du fuseau. Tandis que de l'extrémité polaire de ces fibres se détachent plusieurs granulations réfringentes qui constitueront la sphère, le reste des fibres forme le *Nebenkern*. Les granulations se fusionnent en un seul corps, qui devient homogène et qui d'après Platner couvrirait la partie initiale en forme de faucille de l'« axenfaden ». On sait que Platner a confondu la sphère avec le centrosome

et probablement le résidu de la sphère avec la sphère entière. Le stade qu'il figure, et dans lequel la spermatide a une vésicule claire à la partie antérieure du noyau (centrosome de Platner), et le mitosome à l'arrière du noyau, près du *Nebenkern* (**1889**, fig. 7-10), est une phase postérieure à la différenciation de la sphère. C'est la phase où la partie principale est séparée et est placée définitivement à l'avant du noyau, et le reste qui dégénère, à l'arrière, dans le cytoplasme. Les figures 7, 8, 9, 10 de Platner correspondent aux figures 88, 89, 90 et 91 de Henking (**1890**). Le centrosome de Platner ressemble beaucoup avec la sphère définitive du *Cybister*, qui se présente aussi sous la forme d'un corps parfaitement sphérique et incolore (fig. 54 et 55 *bt* pl. VI).

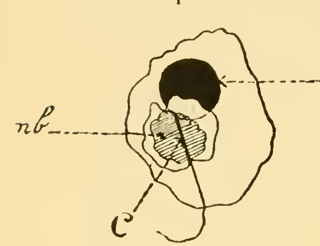


Fig. 6.— *Spermatide au deuxième stade (croquis)* × *1700 d.* *N*, noyau; *nb*, *Nebenkern* différencié ; *C*, baguette centrosomique au milieu du *Nebenkern*.

Henking (**1890**) donne une description plus complète de la sphère chez le *Pyrrhocoris apterus*; il la suit dans toutes ses phases de transformation. Il admet comme Platner, une origine mitosomique, et la décrit, dès le commencement, sous la forme d'un corps à structure homogène. Ce corps homogène vient en contact avec la membrane du noyau, et se déplace vers l'extrémité antérieure; ensuite il revient de nouveau en arrière et commence à se transformer. La différenciation de la sphère consiste dans la séparation en une partie interne et une partie externe. Tandis que cette dernière partie est un résidu sans importance, qui reste et dégénère dans le cytoplasme, la partie interne dirigée vers le noyau, continue à évoluer : à son intérieur apparaît un petit point chromatique, qui grandit et envahit toute la portion. Cette partie interne devenue un corps sphérique chromatique, émigre de nouveau à l'extrémité antérieure du noyau où elle reste définitivement et se transforme pour former le bouton terminal (*Spitzenknopf*) du spermatozoïde.

Cette description de Henking a un point de ressemblance avec ce que j'ai vu chez le *Cybister* : la chromaticité de la partie principale

de la sphère. Mais, cette chromaticité au lieu d'être initiale, comme chez le *Cybister*, est acquise plus tard chez *Pyrrhocoris*.

Toyama (**1893**) dans son travail sur la spermatogénèse du Ver à soie, n'a pas étudié avec attention la sphère; il soutient qu'elle diminue pendant la transformation des spermatides, et disparaît, sans jouer aucun rôle. Il la nomme mitosome, et lui attribue la même origine que les deux auteurs précédents.

Wilcox (**1895**), comme Toyama, ne s'occupe presque pas de cette question,

Paulmier (**1899**), est le dernier, à ma connaissance, qui s'occupe de la sphère chez les Insectes; il la nomme « Akrosoma », d'après Lenhossek. Je crois que ce nom est impropre, car l'akrosome est une partie seulement de la sphère, différenciée des Vertébrés, mais pas toute la sphère; et puis, il s'agit d'abord de savoir si l'on peut assimiler les deux sphères. Paulmier soutient une opinion différente du reste des auteurs, car il dérive la sphère d'une partie du *Nebenkern*. La différence ne serait pas fondamentale, parce qu'on pourrait la rapporter à un retard de développement, si le *Nebenkern* avait, pour Paulmier une origine fibrillaire, comme le soutiennent les auteurs précédents. Mais les choses changent, car Paulmier fait naître le *Nebenkern* presqu'entièrement des sphérules vitellines, sphérules que Meves assimile aux mitochondres.

Il résulte donc des données de ce dernier, que la sphère chez l'*Anasa*, a une origine différente. Mais son évolution ultérieure ressemble à celle décrite précédemment : elle est d'abord granulaire, ensuite devient vacuolaire, les vacuoles se fusionnent en une seule, toute la sphère s'allonge, et s'étrangle en deux parties. La partie interne formera seule le *Spitzenknopf*, et la partie externe, vacuolisée se détruit.

Chez le *Cybister*, comme dans les quelques cas mieux étudiés chez les Insectes, la sphère est aussi constituée par deux parties qui ont une valeur différente : l'une interne, active, principale, sous la forme d'un corps sphérique chromatique, et une partie externe, irrégulière,

formée par du cytoplasme homogène et dense. La partie interne, sphérique et chromatique, représente l'akrosome en ce sens qu'elle constituera le bouton céphalique; elle perd sa chromaticité et se transforme en une vésicule claire et incolore, qui ressemble beaucoup au soi-disant centrosome des spermatides de PLATNER (fig. 54 et 55 *bt*, pl. VI). L'autre partie se détache et dégénère comme dans les cas précédents.

On voit donc que la question de la sphère chez les Insectes est très vague. Presque tous les auteurs qui l'ont étudiée en détail, lui attribuent le même rôle, mais ne lui reconnaissent pas la même origine. Son origine est parfois mitosomique, filaire (PLATNER et HENKING), autrefois granulaire (PAULMIER) ou chromatique (VOINOV); elle est donc considérée par les uns comme ayant une origine nucléaire, par les autres, une origine cytoplasmiqne.

Si à tout ceci, l'on ajoute encore la notion de sphère, acquise de l'étude des Vertébrés, la confusion grandit. Des recherches faites chez les Vertébrés, il résulte que la sphère représente presqu'un organe cellulaire autonome, qui peut être suivi dans toute la série des générations séminales; tandis qu'au contraire, chez les Insectes elle se forme seulement dans les spermatides, comme le *Nebenkern*. Chez les Vertébrés, l'akrosome se colore avec les colorants plasmiques (fuchsine etc.), ce qui indique sa nature purement cytoplasmique, prouvée d'ailleurs aussi par sa formation par condensation de la substance idiosomique. Chez quelques Insectes, au moins (*Pyrrochoris apterus*, *Cybister Roeselii*), l'akrosome est formée par de la substance chromatique. Malgré ces différences fondamentales relatives à son origine, la sphère évolue de la même manière chez les Insectes et les Vertébrés. Elle se différencie en deux parties, l'une active, formative et l'autre probablement à rôle nutritif qui disparaît ensuite.

Il existe une grande ressemblance, entre l'état dans lequel se trouve actuellement la question de la sphère et celle du *Nebenkern*: concordance presque parfaite en ce qui regarde le rôle de ces formations et divergence profonde relativement à leur origine.

Pour la question du *Nebenkern*, si débattue, je me bornerai à discuter quelques travaux et surtout l'important travail de MEVES (1900) qui met la question du *Nebenkern* sur un terrain nouveau.

MEVES étudie les éléments sexuels mâles chez deux animaux différents, chez la *Paludina vivipara* (Mollusque prosobranche) et chez *Pygaera bucephala* (Lépidoptère) et arrive, pour les deux, au même résultat, que le *Nebenkern* est formé par les mitochondres. MEVES soutient que, du moment qu'il existe entre les mitochondres et le fuseau, certains rapports de position, on a prétendu qu'il y a une relation génétique entre les mitochondres et le fuseau (LA VALETTE-SAINT-GEORGE 1886 et 1887), ou entre le fuseau et le *Nebenkern* (PLATNER, HENKING, TOYAMA). Dans le cytoplasme des spermatogonies, ainsi que dans celui des spermatocytes, les mitochondres sont répandus d'une manière irrégulière et uniforme; on ne peut donc parler d'un *Nebenkern*, que dans les spermatides, où les mitochondres s'organisent, pour la première fois, en un corps proprement dit, bien défini. MEVES explique de la manière suivante les malentendus qui existent entre tous les auteurs qui ont décrit un *Nebenkern* dans les spermatogonies et les spermatocytes ; ces auteurs n'ayant pas trouvé une formation pareille au *Nebenkern* ont décrit comme tel, tantôt l'idiosome, tantôt les restes du fuseau.

LA VALETTE-SAINT-GEORGE a montré, le premier la relation génétique qui existe entre le *Nebenkern* et les cytomicrosomes, mais il a soutenu à tort que le *Nebenkern*, à son tour, peut se transformer en fuseau. Tous les autres auteurs ont fait fausse route en soutenant que le *Nebenkern* naît des fibres de liaison du fuseau, car ils n'ont pas vu les cytomicrosomes de LA VALETTE, ou parce qu'ils leur attribuèrent un autre rôle (p. ex. le petit mitosome de PLATNER).

Je trouve que MEVES est trop catégorique sous ce rapport. Il est vrai que les auteurs qui ont suivi PLATNER, ont été influencés par ses opinions; malgré cela, l'on remarque une grande indécision chez TOYAMA, HENKING et chez PAULMIER, lorsqu'ils parlent de l'origine du *Nebenkern*. On peut dire que très souvent il y a une contradiction, ou, au

moins, un manque d'harmonie, entre la description et les dessins.

Ainsi HENKING soutient que le *Nebenkern* naît des fibres connectives et de la substance vitelline qui se transforme et sert comme substance de remplissage. La description n'est pas claire sous ce rapport, comme d'ailleurs MEVES l'a remarqué aussi, et ne s'accorde pas, en tout, avec les dessins qu'il donne (fig. 61-67), et desquels il ressort que seulement le mitosome (le petit mitosome de PLATNER) naît des fibres de l'union, et que le *Nebenkern*, naît seulement de la substance vitelline. Un peu plus loin, HENKING décrit l'évolution spéciale que traversent les extrémités des fibres connectives pour former le petit mitosome, d'une manière presqu'analogue à PLATNER.

Il montre même (fig. 62) le mitosome constitué, et cependant encore en relation avec le reste des fibres ; donc, pendant que les extrémités de ces dernières forment le mitosome, le reste des fibres persiste à côté du *Nebenkern*, déjà formé (fig. 62-67). On ne voit donc, ni de la description, ni surtout des dessins, comment le *Nebenkern* naît de la substance vitelline, et des fibres connectives. Dans l'opinion de HENKING, il existe quelque chose de nouveau, c'est la participation de la substance vitelline, qui nous prépare à comprendre les résultats de MEVES.

PAULMIER (**1899**) est plus catégorique à ce sujet et il est curieux de constater que MEVES n'en parle pas. D'après PAULMIER, le *Nebenkern*, chez l'*Anasa*, est presque complètement formé par la substance vitelline, et les fibres de l'union ne prennent presque pas part à sa constitution. L'opinion de PAULMIER, soutenue et développée seulement en passant, sans qu'il y insiste d'une façon particulière, se rapproche beaucoup de celle de MEVES, car ce dernier homologue les mitochondres avec les sphérules vitellines de HENKING, donc aussi de PAULMIER chez l'*Anasa*. Les granulations vitellines de l'*Anasa*, qui apparaissent autour du noyau, au commencement de la première prophase (fig. 22.), sont poussées par les rayons de l'aster, et localisées sous forme de couronne autour de la plaque équatoriale (fig. 26, 27). La couronne de granulations vitellines se divise ensuite, et dans l'ana-

phase entoure les groupes de dyades (fig. 30). La même chose arrive pendant la deuxième division de maturation. Dans les spermatides jeunes, les granulations vitellines se placent entre le noyau et les fibres du fuseau et forment un corps granuleux, le *Nebenkern* (fig. 39-40).

Chez Paulmier on voit aussi, quoique moins que chez Henking, la même indécision dans les descriptions. Plus tard, lorsqu'il parle des transformations du *Nebenkern*, devenu vacuolaire, il dit que les grandes vacuoles sont parallèles aux fibres du fuseau, et peut être même dues à l'action de ces dernières : il revient donc de nouveau à l'opinion, que le *Nebenkern* est formé par la substance vitelline et par les fibres du fuseau.

Enfin, d'après Meves (**1900**), comme je l'ai dit, le *Nebenkern* est formé seulement par les mitochondres. En commençant par Platner qui soutient une origine purement mitosomique du *Nebenkern*, on arrive ainsi graduellement, — les travaux de Henking et de Paulmier servant comme anneaux intermédiaires, — à l'opinion de Meves, tout à fait opposée, que le *Nebenkern* a une origine exclusivement mitochondrique. Quoique cet enchaînement d'observations et de déductions soit favorable à l'opinion soutenue par Meves, je me vois obligé d'avoir une opinion différente.

Chez le *Cybister*, au moins, le *Nebenkern* naît seulement des fibres périphériques du fuseau. Il ne dérive pas des fibres connectives, qui sont trop peu nombreuses et trop faibles pour former un corps si développé ; il n'est pas d'origine mitochondrique, car la couronne mitochondrique se trouve à la périphérie de la cellule (fig. 35-41, pl. IV et V), à une certaine distance de la figure de division et séparée de cette dernière par une couche de fibres périphériques. Cette couche est très développée, car elle représente toute la zone cytoplasmique interne du spermatocyte, transformée en fibrilles.

D'ailleurs la couche de fibrilles dont je parle, garde pendant toutes ces transformations, la même réaction colorante, une électivité prononcée pour les colorants plasmiques, qui caractérisait la zone interne cytoplasmique du spermatocyte de premier ordre.

La couronne mitochondrique, qui a une réaction différente de coloration, et qui garde, pendant les deux divisions spermatocytiques, une position périphérique, séparée de la figure de division, forme dans la spermatide, la charpente spongioplasmique. La reconstitution de cette charpente, demande un certain temps et suppose surtout un état de repos de la cellule. C'est pour cela que les mitochondres se séparent du reste du cytoplasme, aussitôt que les spermatocytes de premier ordre se préparent pour la division ; elles persistent ainsi pendant les divisions successives, et s'éparpillent pour se mêler à la substance cytoplasmique, seulement quand la cellule se reconstruit de nouveau, complètement.

V. LES TRANSFORMATIONS DES SPERMATIDES ET L'HISTOGÉNÈSE DES SPERMATOZOÏDES

Dès que les spermatides disposent leurs différentes parties dans une direction longitudinale et commencent à s'allonger, elles se placent dans un ordre déterminé à l'intérieur du follicule. Elles étaient distribuées avant d'une manière irrégulière et remplissaient complètement la cavité folliculaire ; elles ont à présent le sommet antérieur dirigé vers la périphérie du follicule, et l'extrémité postérieure vers le centre. Je constate même que la partie du follicule qui est dirigée vers la paroi testiculaire est favorisée, car les spermatides sont à cet endroit en voie de transformation, et les spermatozoïdes sont accumulés en plus grand nombre, et serrés l'un contre l'autre. Pendant la transformation (fig. 53-55, pl. VI), toute la spermatide (et surtout le *Nebenkern*) devient très pâle, de sorte qu'il faut consacrer une attention spéciale pour suivre tous les stades.

Pendant l'allongement de la spermatide son corps ne garde pas la même grosseur. Il s'étrangle au milieu, et prend l'aspect d'un biscuit ou d'une haltère, qu'il garde jusqu'à la formation du spermatozoïde, avec cette seule modification que la région moyenne s'allonge et s'amincit progressivement, éloignant de plus en plus l'une de l'autre, les extrémités renflées de la cellule (comparer la figure 55 avec la figure

54). Le *Nebenkern* accompagne le filament axile dans son allongement. Il est au commencement fusiforme, ou plutôt en forme de massue comme dans la figure 53 ; il est aminci et homogène en avant, où il est en contact avec le noyau, mais renflé et vésiculaire en arrière. A mesure qu'il s'allonge (fig. 54, pl. VI), la partie étroite et homogène se développe en longueur, et il reste renflé seulement à la partie postérieure, ayant une structure de plus en plus vacuolaire et des bords plus indécis. Autour du *Nebenkern* qui s'allonge, l'on voit, au début une condensation spongioplasmique (fig. 53, pl. VI) qui disparaît ensuite, tout le cytoplasme devenant de plus en plus transparent.

L'aspect de la sphère change pendant ces transformations. Au début (fig. 53, pl. VI), on la trouve complète, devant le noyau, collée à la membrane ; ensuite, elle se déplace de nouveau vers l'arrière du noyau, se sépare en ses deux parties constitutives, un corps sphérique (*bt*) et une substance homogène (*r*) (fig. 54, pl. VI). Le corps sphérique résulte de la transformation du corps chromatique qui devient une sphérule transparente et incolore ; elle conserve dorénavant cet aspect et devient le bouton céphalique ou terminal du spermatozoïde (*bt*, fig, 54-65). C'est pour cela qu'elle revient de nouveau, cette fois seule, au devant du noyau (fig. 55, pl. VI) ; la masse homogène *r*, qui est le résidu de la sphère, reste en route et dégénère. La différenciation de la sphère et ses mouvements ressemblent beaucoup a ce qu'a observé Henking chez le *Pyrrhocoris apterus*.

Je pense que le noyau joue un certain rôle dans les mouvements de la sphère, car il subit aussi une rotation, qui transporte son pôle postérieur en avant. Cette rotation du noyau ressort de la comparaison entre l'aspect des spermatides des figures 51, 52 (pl. VI) avec celle de la période de transformation (fig. 53-55, pl. VI).

Avant que la transformation de la spermatide ne commence, l'extrémité du filament axile se fixe sur le pôle postérieur du noyau, tandis que pendant la transformation elle est portée en avant du noyau (fig. 53 et *b* 55, pl. VI); dans la figure 55 *b*, on voit même l'extrémité amincie et arrondie du *Nebenkern*, qui avance jusqu'au pôle

antérieur du noyau. Il est évident que le filament axile et son enveloppe n'ont pas bougé, par eux-mêmes, mais ce résultat a été obtenu grâce à une rotation de 180° du noyau, à la suite de laquelle le pôle postérieur est devenu antérieur, et a entraîné avec lui l'extrémité de la future queue du spermatozoïde. La figure 54 (pl. VI) représente un stade intermédiaire, où la rotation n'est pas encore terminée, mais n'a que 90°.

Comme la sphère forme un complexus avec le noyau, à la surface duquel elle est fixée, il se peut très bien que le mouvement de retour de la sphère, soit dû à la rotation nucléaire, du moins en partie.

A la suite de la rotation, dont j'ai parlé, la paroi du noyau devient beaucoup plus résistante, le long de la ligne de fixation de la queue à sa surface. Il se forme ainsi, une espèce de pointe, ou de bec, lequel grâce à sa rigidité doit avoir un rôle dans la forme définitive, ovale allongée, de la tête du spermatozoïde. Il semble même que la chromatine, située à présent à la périphérie, forme une bande plus épaisse, le long de cette ligne plus rigide de la paroi nucléaire (fig. 54, pl. VI). Dans un stade plus avancé, la chromatine se condense (fig. 56, pl. VI) et laisse devant elle, pour quelque temps, un espace clair; à ce moment on voit, encore mieux, le bec.

La condensation de la chromatine continue, jusqu'à sa transformation en sphère compacte, naturellement de plus petite dimension que le diamètre du noyau des stades antérieurs; elle mesure 2,7μ seulement. Le corps de la cellule s'est aussi beaucoup réduit et est devenu complètement transparent (fig. 57, pl. VI). Le bec existe encore, on le voit dans les vues de profil, en contact immédiat avec la sphère, qui est un peu aplatie à ce moment (fig. 57, 58, pl. VI).

La partie antérieure du filament axile, qui était jusqu'à présent plus épaisse que le reste du filament, commence à grossir, dès que la chromatine est devenue sphérique et compacte (fig. 57-59, pl. VI). Un peu plus tard, cette partie, grossie, se divise en deux baguettes, rectilignes d'abord, de même grosseur et presque parallèles; elles

sont réunies entr'elles en avant, et en même temps avec la tête du spermatozoïde, à l'aide d'un pédicule (fig. 61). Les baguettes continuent à grossir, et commencent à se séparer de plus en plus (fig. 61). L'une d'elles garde la même direction que l'axe de la tête, et reste en continuité directe avec la tête du spermatozoïde ainsi qu'avec la queue, formée à présent par deux filaments (fig. 62, pl. VI).

L'autre baguette prend une forme de lamelle, grossit, perd son union avec la queue, et reste fixée sur la tête seulement, formant l'appendice céphalique[1]. A un moment on voit, au milieu de cette lamelle, une tache claire, réfringente et quelquefois brillante; ensuite, elle perd complètement sa colorabilité. En même temps elle change de forme, prend de nouveau l'apparence d'une baguette, plus épaisse à son extrémité postérieure à bord droit, qu'à sa base de fixation. Cet appendice augmente jusqu'à ce qu'il ait atteint une longueur d'environ 5 μ; il est formé par une substance homogène (fig. 62-65, pl. VI).

Pendant cette différenciation de la partie antérieure de la queue, la tête du spermatozoïde se modifie aussi, comme forme et comme structure. De la forme sphérique (fig. 57, 58, pl. VI), elle passe à une forme allongée et aplatie, « presqu'en lame de couteau », comme Auerbach (**1893**) le dit pour les spermatozoïdes du *Dytiscus*. La masse sphérique de chromatine devient d'abord ovale, ensuite elle prend l'aspect d'une amande, ou d'un noyau de citron, pointue aux extrémités (fig. 59-61, pl. VI); elle s'allonge en même temps; dans le stade représenté dans la figure 61, la tête avec le bouton céphalique a une longueur de 6, 3 μ.

Dans les vues de profil on voit une différence de courbure des deux faces de la tête, de sorte, qu'à partir de ce moment, grâce à cette particularité et à l'existence de l'appendice céphalique, l'on peut déjà reconnaître la future orientation du spermatozoïde définitif. La face supérieure est moins convexe et sera en continuation directe avec la queue, tandis que la face inférieure est plus bombée et

[1] Elle est l'homologue de l'appendice de la tête des spermatozoïdes de *Dytiscus marginalis*, nommé « Anker » et « Wiederhaken » par Auerbach et Ballowitz.

portera l'appendice céphalique. Plus tard apparaît une concavité caractéristique, au milieu de la face inférieure, qui donne un aspect plus effilé et légèrement recourbé, à l'extrémité antérieure de la tête.

Quand la nouvelle courbure de la face inférieure apparaît, on constate qu'il s'opère une transformation de la substance chromatique. Elle n'est plus compacte, mais se décompose en granulations chromatiques qui s'accumulent vers l'extrémité antérieure de la tête (fig. 63, pl. VI), et ensuite se répandent à la périphérie (fig. 64, 65, pl. VI). La tête du spermatozoïde s'éclaircit beaucoup à la suite de ce changement de structure. A un moment donné la chromatine est accumulée au milieu de la tête (fig. 64, pl. VI), qui prend l'aspect d'une cellule, la masse centrale chromatique simulant le noyau. Ensuite, celle-ci disparaît, allant à la périphérie, le centre du noyau s'éclaircit tout à fait, et prend alors un aspect inverse, le négatif de l'image précédente. Je n'ai pas représenté ce dernier stade. Le cytoplasme devient tout à fait transparent et se réduit tellement que la membrane s'applique presque directement sur la tête du spermatozoïde. Le bouton céphalique, pendant toutes ces transformations, semble avoir acquis une consistance plus grande, car on le voit proéminer, clair, au sommet antérieur du spermatozoïde.

L'existence évidente d'une membrane autour des spermatozoïdes, prouve qu'ils ne sont pas encore mûrs; pourtant je n'ai pas trouvé dans le testicule des spermatozoïdes plus complets que ceux représentés dans la figure 65 (pl. VI).

*
* *

Avant de terminer la description de cette partie du testicule, je dirai quelques mots sur une masse cellulaire compacte, trouvée après la zone des spermatozoïdes, que ces derniers rencontrent donc en chemin, et que j'ai nommée pour cela, zone nutritive des spermatozoïdes. Les cellules dans cette région sont très grandes, de forme irrégulière, toutes pareilles et remplissent complètement la cavité du

testicule, de sorte que la disposition en follicules a disparu. Le cytoplasme de ces cellules est compact et homogène, plus fin que celui des boules spermatocytiques, et se colore en violet, après la double coloration avec l'hématoxyline ferrique et la fuchsine. La membrane des cellules est visible, épaisse et ondulée. Les noyaux sont grands, peuvent avoir une longueur de 25 μ, ils sont variables comme forme, ovales, allongés, repliés, et présentent même des prolongements lobés, avec un réseau chromatique lâche.

Dans quelques endroits ces cellules remplissent complètement la cavité du testicule, mais dans d'autres, on peut constater entr'elles des vides pleins de résidus informes, résultant de la dégénérescence et de la disparition de quelques cellules. On voit même le mode de cette disparition : dans la cellule apparaît une vacuole formée par la liquéfaction du cytoplasme, qui croît et atteint le noyau. Le noyau change alors de forme, s'étend, se replie sur la surface de la vacuole et commence à se détruire aussi. Il reste ainsi à la place de la cellule un espace vide, plein de résidus cellulaires, autour duquel les cellules voisines prennent à leur tour une forme en croissant, appliquées sur la surface des foyers cytolytiques. D'autres cellules présentent des indices de dégénérescence, avant la vacuolisation, se colorent inégalement, et même les différentes parties de la même cellule retiennent la couleur avec une intensité différente.

Toute cette région est destinée à être détruite et à servir de substance nutritive aux spermatozoïdes, qui n'ont pas encore atteint leur maturité. Si l'on suit les coupes vers l'extrémité libre du testicule, l'on trouve la zone contenant les spermatozoïdes. Les spermatozoïdes rencontrent donc, dans leur descente vers l'épididyme, la zone de cellules nutritives, qu'ils pénètrent et dont ils se nourrissent.

Voici les phases de destruction de cette région : les limites cellulaires deviennent de plus en plus irrégulières et disparaissent, ce qui permet aux noyaux de se rapprocher, et s'accumuler à certains endroits. Les noyaux diminuent beaucoup en même temps, et se fragmentent en sphérules qui se colorent en noir. Ensuite, la masse

cellulaire dégénérée de cette manière, est entamée par les spermatozoïdes, qui la traversent, la disloquent et se mêlent avec les produits de destruction. On voit alors à ces endroits des tas irréguliers et informes, constitués par des spermatozoïdes enroulés dans toutes les directions, mêlés avec des corps sphériques de grandeur différente, les uns provenant de la dislocation et l'arrondissement du cytoplasme des cellules nutritives, les autres, de la fragmentation des noyaux (fig. 66, pl. VI). L'arrangement folliculaire a disparu ; les follicules se sont ouverts pour laisser les spermatozoïdes libres de pénétrer dans la masse des cellules nutritives. Ici et là, parmi les tas informes, on aperçoit encore des noyaux folliculaires pâles, appauvris en substance chromatique.

Donc la disposition folliculaire est de courte durée dans la spermatogénèse du *Cybister*, les cellules folliculaires s'épuisent trop tôt, avant que les spermatozoïdes aient atteint leur développement complet. Le rôle nutritif est continué par des cellules nutritives que les spermatozoïdes rencontrent en route. Après la région nutritive, le tube testiculaire est continué par la deuxième portion canaliculaire, à épithélium cylindrique, qui est vide d'habitude, mais où l'on peut rencontrer de temps en temps, des accumulations locales de cellules nutritives, non encore détruites.

Il est difficile de dire ce que représentent les cellules de la région nutritive. Je ne crois pas qu'elles correspondent à un type déterminé de différenciation séminale, mais plutôt à des éléments avortés, appartenant à la spermatogénèse d'hiver, que les spermatozoïdes rencontrent et utilisent. J'ai trouvé du reste des représentants de cette spermatogénèse dans la zone des spermatocytes, et il est possible qu'on ait à faire à un cas analogue.

CONCLUSIONS

J'ai trouvé chez le *Cybister Roeselii* deux spermatogénèses différentes, une spermatogénèse d'été et une spermatogénèse d'hiver, qui donnent deux sortes de spermatozoïdes, morphologiquement différents.

Tandis que la spermatogénèse d'hiver est complètement atypique, celle d'été est normale et s'accomplit de la façon suivante :

1° Dans l'extrémité libre, terminale du tube testiculaire, il y a, même chez l'animal en pleine activité séminale, une zone très courte occupée par des éléments jeunes, non encore différenciés; ils sont tous semblables, arrangés irrégulièrement, et remplissent complètement la cavité du testicule ;

2° Les éléments de la zone précédente, se différencient en spermatogonies, groupées en cystes, et en cellules folliculaires. Les deux sortes d'éléments se multiplent seulement par mitose.

Il y a plusieurs générations de spermatogonies, dont la dernière se transforme en spermatocytes de premier ordre ;

3° On ne trouve chez le *Cybister* que des spermatocytes de premier ordre ; ceux du deuxième ordre représentent simplement un court stade de la division sexuelle, et n'existent pas comme éléments distincts.

Les spermatocytes de premier ordre, occupent une grande longueur du testicule et passent par trois stades successifs :

a). Un stade *synapsis*, où les spermatocytes sont petits, très rapprochés et caractérisés par l'existence d'un *chromosome accessoire* et d'un centrosome sphérique.

b). Un stade d'accroissement, pendant lequel le noyau est excentrique, la chromatine disposée en filaments peu nombreux, qui subissent une division longitudinale et où l'on trouve quatre chromosomes sphériques.

c). Enfin, un stade de repos, où les spermatocytes ont un noyau central, une chromatine en réseau, et deux centrosomes en forme de V. En même temps, le contour de leur corps est très irrégulier, grâce aux longs prolongements hyalins qu'il émet, groupés du côté des centrosomes. Le cytoplasme est différencié en deux zones, l'une interne, granuleuse et l'autre transparente et incolore.

Dans le cytoplasme il y a des inclusions constituées par un corps sphérique, contenant une sphérule interne et une granulation, qui ensuite sont expulsées de la cellule ;

4° Le centrosome des spermatocytes de premier ordre subit des modifications importantes, pendant les stades traversés par les spermatocytes.

Dans le stade jeune des spermatocytes (premier stade, de *synapsis*), le centrosome est unique et sphérique ; il se divise pendant le stade d'accroissement (deuxième stade des spermatocytes). et fournit quatre centrosomes sphériques, groupés en deux paires. Entre les granules centrosomiques de chaque paire, une centrodesmose persiste, sous la forme d'un filament qui s'allonge aux dépens des granulations, et qui se replie en forme de V.

Les deux centrosomes en forme de V, caractéristiques du troisième stade des spermatocytes (stade de repos), dérivent donc de la transformation des quatre granules centrosomiques précédents.

5° Les inclusions sphériques et incolores du cytoplasme des spermatocytes, ont beaucoup de ressemblance avec les corps pseudoparasitaires décrits par Borrel (**1901**), dans les cellules cancéreuses, ce qui me fait penser qu'elles représentent l'idiosome, qui subit une évolution atypique.

Les considérations qui plaident en faveur de cette homologation sont les suivantes :

a). L'apparition des inclusions dans le troisième stade seulement, c'est-à-dire juste au moment où s'accomplit la transformation des centrosomes sphériques en centrosomes modifiés, en forme de V.

b). Le rapport étroit qui existe entre les branches des centrosomes

et les dites inclusions, et qui pourrait indiquer une union plus intime, même génétique, entre ces deux formations.

c). L'existence, dans chaque inclusion, d'une granulation, qui retient faiblement l'hématoxyline ferrique, et qui pourrait représenter un reste des centrosomes granulaires.

d). Enfin, l'existence dans les spermatides, d'une sphère, qui a une origine différente de celle observée chez les autres Insectes, différence qui pourrait être expliquée par la disparition de l'idiosome, expulsé.

6° Dans la première prophase, s'accuse une différenciation du cytoplasme en trois zones, zone cytoplasmique externe, hyaline, zone mitochondrique, et zone cytoplasmique interne, dense et granuleuse, qui se maintient pendant les deux divisions spermatocytiques. Tandis que la substance cytoplasmique de la première zone, reste inerte pendant les divisions, formant un sac commun, élastique, pour les cellules en mitoses, les deux autres zones se groupent spécialement autour de la figure de division, et se différencient pour constituer la couronne mitochondrique et la couche des fibres périphériques du fuseau.

Pendant les deux divisions sexuelles, qui se succèdent rapidement, les éléments cellulaires ne s'individualisent pas, les cinèses s'accomplissant seulement à la suite de l'activité du noyau, de la couronne mitochondrique et de la couche fibrillaire périphérique. La zone cytoplasmique externe, inactive, n'est pas atteinte par la plasmodiérèse et les quatre spermatides, issues du même spermatocyte de premier ordre, sont reliées ensemble, au commencement de leur formation.

7° Chaque jeune spermatide possède, un noyau, constitué par six chromosomes; un corpuscule chromatique, un centrosome, un *Nebenkern,* et un spongioplasme, en réseau lâche et grossier.

Le corpuscule chromatique est formé par le *chromosome accessoire*, réduit au quart; il est très chromatique au début, extranucléaire, entouré d'une auréole achromatique et situé du côté équatorial de la cellule, tout près du noyau et du cordon fibrillaire

qui relie les deux spermatides-sœurs. Il forme la « sphère » de la spermatide.

Le centrosome est une baguette simple, rectiligne, située dans le cytoplasme du côté polaire de la cellule et s'étend de la paroi nucléaire jusqu'à la membrane cellulaire. Il est en continuation avec un filament mince, extra-cellulaire, qui est le futur filament axile. précocement développé. La baguette centrosomique représente la branche de l'un des centrosomes en forme de V du spermatocyte de premier ordre, détachée et grossie pendant les divisions spermatocytiques ; elle formera la portion axiale du *Mittelstück*, après s'être différenciée pour donner naissance à l'appendice céphalique.

Le *Nebenkern* est constitué par la moitié du cordon fibrillaire de la spermatide, et le spongioplasme, par l'éparpillement et l'arrangement en réseau, des mitochondres.

8° Le *Nebenkern* résulte des fibres périphériques du fuseau. constituées, elles aussi, par la zone interne cytoplasmique. dense et granuleuse, qui se différencie autour du noyau du spermatocyte de premier ordre, au début de la prophase.

Cette couche passe par trois états, pendant la première division : elle est disposée en faisceaux fibrillaires. isolés, pendant la métaphase ; en couche fibrillaire continue. sous forme de couronne serrée autour de l'espace clair central, dans l'anaphase ; et, en cordon fibrillaire axial, pendant la télophase. Pendant la deuxième division. réapparaît la disposition en couche périphérique et en cordon, de sorte, que les deux spermatides-sœurs sont, au commencement, reliées par un cordon fibrillaire, qui, en apparence, paraît être constitué par des fibres connectives, mais en réalité est formé par les fibres fusoriales périphériques, réunies en faisceau central. Ce cordon, dégénère dans sa région équatoriale, et ses deux moitiés, rétractées, constituent le *Nebenkern*.

Le *Nebenkern* n'est donc formé ni par les mitochondres, qui servent à organiser le spongioplasme de la spermatide ; ni par les fibres connectives, trop peu nombreuses et trop faibles pour pouvoir

donner naissance, quel que soit le procédé, qu'on puisse imaginer à un corps si développé.

Une fois constitué, il passe par trois états successifs : au début, il est fibrillaire, ce qui s'explique par son origine ; ensuite il devient homogène, sphérique et à contour régulier, et enfin, il acquiert une membrane d'enveloppe et sa substance centrale se vacuolise.

La baguette centrosomique se met ensuite en rapport avec le *Nebenkern* qui l'entoure et l'accompagne dans son développement.

9° Je n'ai pas pu apercevoir le « chromosome accessoire » dans les spermatogonies, mais seulement dans les spermatocytes de premier ordre, où il se montre dès le stade *synapsis*.

A ce moment, il est simple, allongé et isolé du reste de la chromatine ; ensuite, pendant le deuxième stade des spermatocytes (stade d'accroissement), tout en gardant son individualité, il grossit, et se divise en deux moitiés, ayant quelquefois l'apparence même d'une tétrade ; enfin, pendant le troisième stade, (stade de repos des spermatocytes) il grossit d'avantage, perd la forme et l'individualité qu'il avait précédemment, acquiert un contour irrégulier et prend part aux transformations de la chromatine nucléaire qui s'organise en réseau et avec laquelle il est en continuation directe.

Pendant les deux divisions spermatocytiques, le chromosome accessoire se divise régulièrement, d'abord en deux, ensuite en quatre corpuscules chromatiques, excentriques et entourés d'une auréole achromatique. A la suite de ce partage égal, chaque spermatide est pourvue d'un quart de chromosome accessoire, qui reste cette fois, en dehors du noyau et constitue la *sphère*. Pour cette transformation il perd un peu de sa colorabilité, arrondit ses angles, devient sphérique et régularise le contour de son auréole achromatique.

La *sphère* ainsi constituée et accompagnée par un amas de cytoplasme condensé, quitte son lieu d'origine, se déplace à la surface du noyau et occupe une position antérieure ; ensuite, elle retourne et se différencie. Le corpuscule chromatique se transforme en une sphérule incolore, puis revient de nouveau, seul cette fois-ci,

au pôle antérieur de la cellule, où il reste définitivement, et constitue le *Spitzenknopf* de la tête du spermatozoïde.

Le reste se détruit.

10° Pendant le développement du spermatozoïde, le *bouton céphalique*, conserve l'aspect d'une sphérule incolore et se soude d'avantage avec la tête du spermatozoïde. Le noyau de la spermatide diminue progressivement de volume, jusqu'à devenir un corps sphérique, compact et très petit ; ensuite, il commence à grossir et à s'allonger et tend à prendre la forme de lame applatie, sa chromatine devient granulaire et s'éparpille dans la tête agrandie du spermatozoïde.

Pendant ces modifications, la portion antérieure du filament axile, qui est d'origine centrosomique, grossit aussi, se divise en deux moitiés, dont l'une se détache et se fixe sur la tête pour constituer l'appendice céphalique, qui ensuite s'allonge beaucoup.

11° Les spermatozoïdes, avant d'avoir acquis leur état définitif, rencontrent vers l'extrémité terminale de la région testiculaire, une zone nutritive, constituée par de grands éléments, qui remplissent complètement et sans aucun vide la cavité du testicule. Cette zone nutritive, dont les cellules dégénèrent et se fragmentent, est détruite par les spermatozoïdes, qui se nourrissent à ses dépens. A ce moment, l'arrangement folliculaire disparaît et les spermatozoïdes, devenus libres, arrivent dans l'épididyme, où ils se conjugent.

La conjugaison des spermatozoïdes se fait de la même manière que chez le *Dytiscus marginalis* (AUERBACH, BALLOWITZ).

12° La cellule de Verson, décrite chez d'autres Coléoptères, n'existe pas ici.

Après l'envoi de mon manuscrit, j'ai pu me procurer les deux mémoires de Mc CLUNG : A peculiar nuclear element in the reproductive cells of Insects (*Zoogical Bull.*, n° 4, vol. II, **1899**) et The spermatocyte divisions of the Acrididae (*Kansas Univ., Quart.*, vol. IX, n° 1, **1900**).

Je veux montrer en quelques lignes la grande différence qui existe entre nos résultats, relativement à l'importance du « chromosome accessoire » dans l'histogénèse du spermatozoïde.

Dans son mémoire de **1899**, Mc Clung étudie le chromosome accessoire dans la spermatogénèse d'un Locustide, *Xiphidium fasciatum*. Il le trouve même dans les premières générations de cellules sexuelles, c'est-à-dire dans les spermatogonies. Dès le commencement de la prophase spermatogonique, il le décrit sous la forme d'un corps périphérique, à contour irrégulièrement arrondi, ce qui le distingue du nucléole (fig. 1, Clung) ; dans un stade plus avancé de la prophase, il prend la forme d'un U (fig. 2). Dans la métaphase il prend, en se condensant, la forme d'un « boomerang » (fig. 3) et une position périphérique par rapport à la couronne chromosomique ; il se divise longitudinalement en deux moitiés, bien distinctes dans la télophase (fig. 5, 6), car elles s'étendent de la masse chromatique polaire, respective, jusqu'à l'équateur de la figure de division.

Dans la prophase du spermatocyte de premier ordre, le chromosome accessoire se distingue du spirème par sa dimension et sa forme en U (fig. 7-9) ; quand les anneaux chromatiques se forment, il se condense et se distinguê de ces derniers par son contour net (fig. 10). Dans la métaphase, il reprend la forme et la position qu'il avait dans les spermatogonies (fig. 11), et se divise de nouveau longitudinalement. Dans la deuxième division, il se comporte d'une manière analogue. Enfin, dans les spermatides jeunes la chromatine ordinaire est en petite quantité et faiblement colorée, tandis que le chromosome accessoire est grand, coloré d'une manière intense et prend de nouveau une position périphérique dans le noyau (fig. 13). Il commence à se vacuoliser, forme une enveloppe au noyau, qui devient piriforme, et se condense ensuite graduellement à l'extrémité de la tête. A la page 190 de son mémoire, Clung s'exprime de la manière suivante, sur les transformations de cet élément nucléaire : « The recently formed spermatids possess a nucleus in which the ordinary chromatin is extremely scant (fig. 13) and very weak in staining

power, while the accessory chromosome shows as prominently as ever and stains in the same uniform manner. It is not easy to trace out the part that the different elements of the nucleus take in the formation af the spermatozoon, but in the light of present knowledge it appears as if the accessory chromosome was prominently concerned in the formation of the head. The nucleolus-like body that results from the last spermatocyte division, which has again taken up its position on the surface of the nucleus, becomes vacuolated and forms a covering for the nuclear vesicle. Gradually this collects at the end of the pearshaped vesicle, and by the visual process of condensation and arrangement of the chromatic and achromatic parts of the cell the spermatozoon is formed. »

On voit donc que contrairement à ce que j'ai dit précédemment, en me basant sur les compte-rendus incomplets, il n'existe aucune ressemblance entre le rôle du chromosome accessoire chez le *Xiphidium* et chez le *Cybister*. Tandis que chez le *Xiphidium* cet élément reste dans le noyau de la spermatide et prend part d'une façon prépondérante à la constitution de la tête du spermatozoïde, chez le *Cybister* au contraire, la tête résulte seulement de la chromatine ordinaire, et le chromosome accessoire devenu extranucléaire forme « la sphère » de la spermatide. Il résulte donc, que le chromosome accessoire chez le *Cybister*, est uniformément partagé entre toutes les spermatides, et non inégalement comme le soutient Clung, qui en fait un déterminant du sexe.

Dans le second travail de Mc Clung, publié l'année suivante (**1900**), il étudie la spermatogénèse de l'*Hippiscus phœnicopterus*, et s'occupe spécialement des modifications que traverse la chromatine des spermatocytes pour former les « tétrades », et de leur interprétation. Comme il ne parle pas des spermatides, on ne peut savoir quel rôle joue le chromosome accessoire dans la spermatogénèse de cet Acridien.

Enfin en **1901** (*Anatomischer Anzeiger*, Bd. XX, 6 nov. nº 8-9), dans la note préliminaire d'un travail que Clung consacre exclusi-

vement au chromosome accessoire. il se prononce pour la grande importance de cet élément dans la détermination du sexe.

BIBLIOGRAPHIE

1867. La Valette Saint-George. Ueber die Genese der Samen-Körper. Zweite Mitheilung. (*Arch. f. mikr. Anat.* Bd. 3).

1884. G. Gilson. Étude comparée de la spermatogénèse chez les Arthropodes. (*La Cellule*, t. I).

1886a. Platner (G.). Ueber die Entstehung des Nebenkerns und seine Beziehung zur Kerntheilung. (*Arch. f. mikr. Anat.* Bd. 26. Heft 3).

1896b. — Die Karyokinese bei den Lepidopteren als Grundlage für eine Theorie der Zelltheilung. (*Internal.. Monatschr., f. Anat. u. Hist.*, Bd. III. Heft 10).

1889a. — Beiträge zur Kenntniss der Zelle und ihrer Theilungserscheinungen, I-III. (*Arch. f. mikr. Anat.* Band. 33, Heft I).

1889b. — V. Samenbildung und Zelltheilung im Hoden der Schmetterlinge (*Arch. f. mikr. Anat.* Bd. 33, Heft 2).

1891. Henking (H.). Untersuchungen über die ersten Entwicklungsvorgänge in den Eiern der Insekten; II. Ueber Spermatogenese und deren Beziehung zur Eientwicklung bei *Pyrrhocoris apterus* L. (*Zeitschr. f. wiss. Zool.* Bd. LI).

1894. Toyama Kametaro. On the spermatogenesis of the Silk-Worm. (*Bulletin of College of Agriculture, Imperial University Tokio*, vol. II, nº 3).

1895. Moore (J. E. S.). On the stuctural changes in the reproductive cells during the spermatogenesis of Ellasmobranchs (*Quart. Journ. of Micr, Sc.*, vol. XLVI).

1895. Wilcox (E. Z.). Spermatogenesis of *Caloplenus femur-rubrum and Cicada tibicen.* (*Bull. of the Mus.. of Comp. Zoölogy at Harvard College*, vol. XXVII, nº 1).

1896. Bolles Lee (A.). Sur le Nebenkern et sur la formation du fuseau dans les spermatocytes des *Helix* (*La Cellule*, t. 11).

1896. Henneguy (L. F.). Leçons sur la Cellule. (*Paris*).

1896a. Erlanger (R.). Ueber den sogenannten Nebenkern in den männlichen Geschlechtszellen der Insekten (*Zool. Anz.*, Bd, XIX, nº 496).

1896b. — Spermatogenetische Fragen. I. Die Verson'sche Zelle. (*Zool. Centralbl.* III, Iahrg., nº 3, II). Die Entwickelung der männlichen Geschlechtzellen. (*Idem*, nº 12).

1897. — Spermatogenetische Fragen. III, Ueber Spindelreste und den echten Nebenkern in den Hodenzellen. (*Zool. Centrl.*, nº 1).

IV, Ueber die sogenannte Sphäre in den männlichen Geschlechtszellen. (*Idem*, nº 5. V), Ueber die Chromatinreduktion in der Entwicklung der männlichen Geschlechtszellen. (*Idem*, nº 8).

1897. Meves (Fr.). Ueber Centralkörper in männlichen Geschlechtszellen von Schmetterlingen. (*Anat. Anz.*, Bd. 14).

1898. Henneguy (L. F.). Sur les rapports des cils vibratils avec les centrosomes (*Arch. d'anat. micr.* t. I).

1898. Montgomery Thos (H.). The spermatogenesis in *Pentatoma* up to the formation of the spermatid. (*Zool., Jahrb. Ablh. f. Anat. u. Ontog.*, Bd. 12, Heft 1).

1899. Bruyne (C.). La cellule folliculaire du testicule d'*Hydrophilus piceus*. (*Verhandl. der Anat. Geselsch. in Fübingen*, vom 21-24 mai).

1899. Paulmier (F. C.). The spermatogenesis of *Anasa tristis*. (*Journ. of Mophology*, vol. XV supplement).

1899. Prenant (A.). Sur le protoplasma supérieur (archoplasme, kinoplasme. ergastoplasme). Étude critique. (*Journ. de l'Anat. et de Phys.*, année 35).

1900. Meves (Fr.). Ueber den von La Valette St. George entdeckten Nebenkern (Mitochodrenkörper) der Samenzellen. (*Arch. f. mikr. Anat.* Bd. 56, Heft 3).

1900. Wallace. The accessory chromosome in the Spider. (*Anat. Anz.* Bd. XVIII).

1901. Borrel (A.). Les théories parasitaires du cancer. (Extrait des *Annales de l'Institut Pasteur*).

1901. Bouin (P. et M.). Sur le développement précoce des filaments axiles dans les spermatocytes de premier ordre chez *Lithobius fortificatus* L. (*Bibliogr. Anat,*, t. IX, 3e fasc., p. 160).

1901. Halkin (Henri). Recherches sur la maturation, la fécondation et le développement du *Polystomum integerrimum*. (*Arch. de Biol.*, t. XVIII, fasc. II, p. 291).

1901. Hoemgren Nils. Ueber den Bau der Hoden und die Spermatogenese von *Staphylinus*. (*Anat. Anz*, Bd. XIX, nº 18).

1901. Mc Clung (E. C.). Note on the Accessory chromosome. (*Anat. Anz.*, Bd. XX, nos 8, 9).

1901. Korff (K.). Weitere Beobachtungen ueber das Vorkommen V-förmiger Centralkörper. (*Anat. Anz* , Bd. XIX, nº 19).

1901. Regaud (Cl.). Études sur la structure des tubes séminifères et sur la spermatogénèse chez les Mammifères. (*Arch. d'anat. mecr.*, t. IV).

1091*a*. Sinéty (R.). Cinèses spermatocytiques et chromosome spécial chez les Orthoptères (*Compt. R. As. Sc. Paris*, t. CXXXIII, p. 824).

1991*b*. — Recherches sur la biologie et l'anatomie des Phasmes (*Thèse de Paris*).

EXPLICATION DES FIGURES

Les pièces ont été fixées aux liquides de Flemming, et celui de Lenhossek au chlorure de platine. La coloration a été faite avec le violet de gentiane, suivant le procédé de Bizozzero, et avec l'hématoxyline ferrique, suivie de la fuchsine acide.

Les figures 1-15 exclusivement représentent des spermatogonies; les figures 15-29 exclusivement, des spermatocytes au repos; les figures 29-42 exclusivement, et la figure 43, représentent les différents stades des divisions de maturation; les figures 42-57 sont relatives à la structure et aux transformations initiales des spermatides, et enfin les figures 57-66 représentent les différents stades de l'hystogénèse des spermatozoïdes, qui s'observent dans le testicule.

LETTRES COMMUNES A TOUTES LES FIGURES.

C, centrosome,
Chr, chromosome accessoire,
ep, épithelium testiculaire,
fil, filament axile,
id. f, l'idiosome des cellules folliculaires,
in, l'inclusion des spermatocytes de premier ordre,
m, couronne mitochondrique,
m. e, membrane élastique,
n. f, noyau folliculaire,
n. ov, noyau de la membrane élastique,
n. t, noyau de l'épithélium testiculaire,
S, sphère de la spermatide,
Sp, espace central clair du milieu de la figure de division, parcouru par les fibres connectives,
t. f, tissu folliculaire,
Z. e, zone externe du cytoplasme des spermatocytes de premier ordre,
Z. i, zone interne du cytoplasme des spermatocytes de premier ordre.

PLANCHE II

FIG. 1. — *Noyau de spermatogonie primaire.* × 2.250 *d.* Le diamètre est de 7, 2 μ.

2. — *Noyau de spermatogonie primaire, au repos.* × 2.250 *d.* Le diamètre est de 9 μ.

3. — *Noyau de spermatogonie primaire, au début de la prophase.* × 2.250 *d.* Le diamètre du noyau est de 9 μ.

4. — *Spermatogonie primaire, au début de la prophase,* × 1.650 *di.* Le diamètre de la cellule est de 12, 5 μ et celui du noyau de 10, 8 μ.

5. — *Noyau de spermatogonie primaire en prophase.* × 2.250 *d.* Le diamètre du noyau est de 9 μ, et, à son intérieur, le spirème est constitué.

6. — *Cellule à noyau « poussiéreux ».* × 2.250 *d.* Le diamètre de la cellule est de 12, 6 μ, et celui du noyau de 9 μ.

FIG. 7. — *Coupe à travers la zone des spermatogonies secondaires.* × 900 *d.* Le tissu folliculaire *t. f.*, de structure fine et presqu'incolore, est creusé de cavités contenant des cystes *cy*, dans les différents stades. Les noyaux folliculaires *n. f*, se reconnaissent grâce à leur forme vésiculaire et à leur aspect clair.

8. — *Cyste de spermatogonies secondaires en prophase.* × 1650 *d.* Les spermatogonies sont groupées en rosette et reliées par un pont fusorial *c*; *f*, région homogène du sommet de la cellule, en continuation directe avec le pont fusorial. Le noyau de la cellule *a* contient 19 chromosomes, celui de la cellule *b* 22 chromosomes, et celui de la cellule *d* 16 chromosomes.

9. — *Spermatogonies secondaires, en anaphase.* × 1650 *d.*

10. — *Spermatogonies secondaires, en anaphase.* × 1650 *d.* L'anaphase est plus avancée que dans le stade précédent.

11. — *Télophase des spermatogonies secondaires.* × 1650 *d.*

12. — *Prophase des spermatogonies secondaires.* × 1200 *d.*

13. — *Prophase des spermatogonies secondaires.* × 1200 *d*, stade plus avancée que celui de la figure précédente.

14. — *Anaphase des spermatogonies* appartenant à des générations plus petites. × 1650 *di.*

15. — *Cyste de spermatocytes à l'état de synapsis.* × 900 *d.* Le diamètre des cellules est d'environ 14, 4 μ et celui de la cavité nucléaire de 9 μ à 10, 5 μ; *pa*, paroi de follicule. Le cytoplasme est très réduit et dans le noyau de la majorité des cellules, on voit un chromosome accessoire *Chr.*, qui est caractérise par sa position excentrique, sa grandeur et sa coloration intense. Comparer ce dessin avec celui de la figure 7, pour voir les autres modifications qui concernent l'augmentation des cystes et le changement survenu dans la structure du tissu folliculaire.

16. — *Spermatocyte de premier ordre, à l'état de synapsis.* × 1650 *d. Chr.*, le chromosome accessoire.

17. — *Spermatocyte de premier ordre à l'état de synapsis.* × 1650 *d.* Stade plus avancé que le précédent.

PLANCHE III

18. — *Cyste de spermatocytes de premier ordre, au deuxième stade.* × 900 *d. p. a*, paroi du follicule. Les spermatocytes, ayant dépassé l'état de synapsis, sont entrés dans la phase d'accroissement; leur diamètre, à ce moment, varie de 14, 4 μ à 18 μ. Dans leur noyau excentrique, la chromatine est disposée en filaments moniliformes, légèrement variqueux. Comparer ce dessin avec les figures 7 et 15.

19. — *Spermatocyte de premier ordre, pendant la période d'accroissement.* × 1650 *d.* Le chromosome accessoire *Chr.*, a presque la forme d'une tétrade, dans tous les cas, il est constitué, d'une façon évidente, par deux moitiés.

20. — *Spermatocytes de premier ordre, au repos (troisième stade).* × 1650 *d.* Le diamètre de la cellule agrandie, varie de 23, 4 μ à 25 μ, ; celui du noyau est de 12, 6 μ. Le chromosome accessoire *Chr*, augmenté de volume, a une forme irrégulière et est en continuation directe avec la chromatine qui s'organise en réseau. Dans chaque spermatocyte, on

ne voit qu'un seul centrosome en forme de V, qui dans l'un d'entr'eux (cellule *a*), est en rapport avec une inclusion *in*. *C* centrosome; *pa*, paroi du follicule.

21. — *Spermatocytes de premier ordre au repos* (*troisième stade*). × 1200 *d*. Il n'y a pas d'inclusions dans le cytoplasme, mais il y en a en dehors de la cellule. Les centrosomes, rapprochés l'un de l'autre, se trouvent dans la cellule du côté qui correspond aux inclusions *in*., et qui porte les prolongements hyalins.

22. — *Spermatocyte de premier ordre au repos* (*troisième stade*). × 1200 *d*. Deux inclusions intra-cellulaires, sont accrochées aux branches du centrosome qui, à cause de cela, est éloigné de la périphérie de la cellule.

23. — *Spermatocyte de premier ordre, au repos* (*troisième stade*) × 1200 *di*. On n'y voit pas de centrosomes, sur la coupe, mais seulement trois inclusions, rapprochées, dans le cytoplasme.

24. — *Spermatocyte de premier ordre, au repos* (*troisième stade*). × 1200 *d*. Le sommet de l'angle du centrosome au lieu d'être tourné du côté du noyau, est dirigé vers le dehors, latéralement, disposition souvent rencontrée. Le diamètre longitudinal du corps externe de l'inclusion est de 3, 4 μ.

25. — *Portion de spermatocyte renfermant une inclusion*. × 1200 *d*. La longueur du corps externe de l'inclusion est de 3, 4 μ; le corpuscule interne, sphérique a un diamètre de 2 5, μ et porte accolée à sa surface, l'unique granulation.

26. — *Spermatocyte de premier ordre, au repos* (*troisième stade*). × 1200 *d*. Les centrosomes, quoique ayant leur sommet tourné vers le noyau, sont éloignés de la membrane de la cellule, à cause de l'existence d'inclusions dans le cytoplasme.

27. — *Boule spermatocytique dégénérée*. × 900 *d*. La boule *sp*, longue de 39, 6 μ de large de 19, 8 μ est située à la périphérie du testicule, tout contre sa paroi *ep*. La paroi du testicule *ep*, est renflée et vacuolisée en cet endroit, le tissu folliculaire, intermédiaire, est aussi dégénéré, témoin l'état de ses noyaux *n. f*; *Sp* boule spermatocytique; *N*, noyau de la boule; *n. f*, noyau folliculaire, de 9 μ de diamètre, avec la chromatine condensée en nombreuses masses opaques; *m. e*., membrane élastique formant la couche interne de la paroi du testicule et portant sur sa face externe des petits noyaux ovales *n. ov*.

28. — *Boule spermatocytique dégénérée, plus grande que la précédente*. × 900 *d*. La boule, longue de 63 μ et large de 34 μ, est formée par de nombreux spermatocytes de premier ordre, comme le montrent les 11 noyaux visibles sur la même coupe. Mêmes explications que dans la figure précédente. *C*, centrosomes en forme de V, caractéristiques des spermatocytes au repos, plongés d'une façon irrégulière, dans la masse de la boule.

29. — *Spermatocyte de premier ordre, en prophase*. × 1650 *d*. Le corps de la cellule s'est allongé, n est plus sphérique comme au stade de repos, et la séparation des substances des deux zones cytoplasmiques est accomplie; *Z. i*, zone cytoplasmique interne; *Z. e*, zone cytoplasmique externe. Le diamètre longitudinal du spermatocyte est de 25 μ et celui du noyau de 10 μ 8.

Fig. 30. — *Spermatocyte de premier ordre en prophase.* × 1650 *d.* Les centrosomes ne sont pas sur la coupe, mais les autres différenciations caractéristiques de la prophase, sont, au moins, tout aussi marquées que dans le dessin précédent. Le corps du spermatocyte est encore plus allongé, il est de 27, 8 μ maintenant, et le contour du noyau est plus irrégulier ; *v*, vacuole, grande de 9 μ, renfermant un corps *m*, constitué au moins par cinq inclusions fusionnées; *in.*, inclusion libre, accolée au corps *m*.

PLANCHE IV

31. — *Spermatocyte de premier ordre, en prophase.* × 1650 *d.* Stade plus avancé que ceux représentés dans les figures 29 et 30. Entre les deux zones cytoplasmiques, externe *Z. e*, et interne *Z. i*, apparaît la couronne mitochondrique *m.* Un corps *in.*, pareil à celui figuré dans le cytoplasme de la cellule précédente (fig. 30), se trouve maintenant en dehors et à côté du spermatocyte qui l'a expulsé. Un réseau plastinien évident se trouve à l'intérieur du noyau ; *m.*, « mitochondria » de Benda.

32. — *Deux spermatocytes de premier ordre, fusionnés et en prophase,* × 1650 *d.* Il s'agit d'un fusionnement normal qui ne touche en rien l'évolution de la cellule séminale. La fusion intéresse seulement la zone des deux cellules. Dans le noyau de gauche il y a 15 chromosomes, tandis que dans celui de droite seulement 12. Mêmes lettres et explications que dans les figures 29, 30 et 31. On constate un commencement de fibrillisation dans les zones internes, condensées autour des deux noyaux.

33. — *Spermatocyte de premier ordre, en métaphase.* × 1650 *d.*

a. — Spermatocyte en métaphase vu de profil; la figure de division est entourée par la zone cytoplasmique externe *Z. e*, non différenciée, et par la couronne mitochondrique *m.*; immédiatement en dedans de cette dernière, l'on voit une couche de fibres *Z. i.*, continues, entre les pôles du fuseau, qui représente la zone cytoplasmique interne différenciée. Dans la couronne équatoriale il y a 12 chromosomes primaires, et en dehors d'elle, deux petits chromosomes accessoires *Chr.* L'un des chromosomes accessoires ne suit plus les autres chromosomes vers l'équateur, mais garde une position polaire, et donnera, pendant la deuxième division, les deux quarts du chromosome accessoire des deux spermatides. L'autre moitié du chromosome accessoire, pour avoir le même sort, doit suivre vers l'équateur la masse chromosomale, et se déplacer au pôle opposé du fuseau.

b. — Mode de division d'un chromosome primaire.

34. — *Coupe transversale d'un spermatocyte de premier ordre en métaphase.* × 1650 *d.* Mêmes lettres et explications que dans les figures précédentes (fig. 30 et 31). Il y a à noter dans ce dessin, l'existence de plusieurs faisceaux de fibres *Z. i.*, bien visibles sur des coupes orientées de cette manière. Ces faisceaux, plus développés d'un côté de la cellule, rejettent un peu la masse de chromosomes en dehors du centre de la figure de division. Cette sorte d'assymétrie est déterminée par le mode spécial de différenciation de la zone cytoplasmique interne, qui produit

ces faisceaux fibrillaires et qui, dès le début de la prophase, se condense, plus, sur un côté du noyau (voir les fig. 29-32, *Z. i.*). Cette assymétrie disparaît dans l'anaphase.

FIG. 35. — *Anaphase du spermatocyte de premier ordre.* × 1650 *d.* Entre les deux groupes de chromosomes fils, et au milieu de la figure de division, s'est formé un espace clair *sp.*, parcouru par les fibres connectives. La couche de fibres périphériques *Z. i* est très développée et beaucoup plus nette que pendant la métaphase (fig. 33 a).

Lettres et explications comme dans les figures précédentes.

Comparer ce dessin avec celui de la fig. 39; *pr.*, prolongements hyalins (excréscences hyalines de Platner), très développés aux deux extrémités, polaires, de la cellule; *r*, espace formé par l'écartement des fibres périphériques *Z. i*, qui s'éloignent de la couronne mitochondrique à la suite du changement de forme de la figure de division.

36. — *Anaphase du spermatocyte de premier ordre.* × 1650 *d.* Mêmes dispositions et explications qu'au stade précédent (fig. 35).

37. — *Anaphase achevée du spermatocyte de premier ordre.* × 1650 *d.* Stade plus avancé que ceux représentés dans les fig. 35 et 36. L'écartement assez grand des baguettes centrosomiques *C*, indique que la deuxième division doit avoir lieu bientôt. On voit plusieurs fibres périphériques fixées sur la baguette centrosomique droite et supérieure.

PLANCHE V

38. — *Anaphase achevée du spermatocyte de premier ordre.* × 1650 *d.* Près de la masse chromatique compacte du spermatocyte de deuxième ordre, on voit les deux quarts du chromosome accessoire *Chr.*, rapprochés, ce qui fait supposer leur division récente. Ils sont excentriques et entourés chacun d'une auréole achromatique.

39. — *Coupe transversale d'un spermatocyte de premier ordre, en anaphase.* × 1650 *d.* Pour compléter les renseignements fournis par ce dessin, il faut le comparer avec les fig. 35 et 36 qui sont des vues de profil de l'anaphase. Rapporter ensuite ce dessin à celui de la fig. 34, pour comprendre la formation de la couche fibrillaire continue *Z. i.*, constituée par les faisceaux fibrillaires de la figure 34.

40. — *Commencement de la seconde division de maturation.* × 1650 *d.* Comparer ce dessin avec les fig. 35 et 36 pour comprendre la formation du cordon fibrillaire, *Z. i*, par le rapprochement et le tassement des fibres périphériques, disposées en couche continue dans le stade antérieur (fig. 35 et 36), autour de l'espace clair central. Cette transformation est due à l'étranglement, dans la région moyenne, de la couronne mitochondrique; *Z. i.*, cordon fibrillaire, qui, à la suite de sa position centrale et de ses rapports apparents avec les masses chromatiques, pourrait être considéré comme étant constitue par des fibres connectives.

41. — *Anaphase achevée des deux spermatocytes de deuxième ordre.* × 1650 *d.* Les deux figures de division, ovales et rapprochées, ont l'aspect d'un médaillon double ou ouvert. La constitution de chacune d'elles est la même que dans le stade analogue du spermatocyte de premier

ordre, avec cette différence qu'à présent, il existe une baguette centrosomique simple, aux pôles du fuseau.

FIG. 42. — *Télophase des quatre spermatides.* × 1650 *d.* Les quatre spermatides, issues du même spermatocyte de premier ordre, sont au commencement réunies et reliées par paires, par un cordon fibrillaire, analogue à celui du stade correspondant de la première division; *fil.*, mince filament entra-cellulaire, en continuité avec la baguette centrosomique, réprésentant le plus jeune stade de différenciation du filament axile du futur spermatozoïde.

43. — *Anaphase achevée de deux spermatocytes de premier ordre, fusionnés.* × 900 *d.* Ce dessin ressemble beaucoup au précédent (fig. 42), mais en apparence seulement, car la valeur des quatre cellules est différente; ici, chaque cellule est un spermatocyte de deuxième ordre, comme le prouvent les deux baguettes centrosomiques dans chacun d'eux. Aux deux extrémités du cordon fibrillaire, l'on voit très bien la persistance de l'espace clair central de l'anaphase, dûe à l'écartement des fibres périphériques.

44. — *Deux spermatides réliées par le cordon fibrillaire.* × 1650 *d.* Les spermatides sont dans leur premier stade, et le cordon fibrillaire *Z. i.*, commence à dégénérer dans sa région moyenne. Il est gros et plus dense à ses extrémités qui formeront le « Nebenkern »; *pl.*, spongioplasme, en réseau lâche et granuleux, prenant un ton gris-brunâtre sur les coupes traitées avec l'hématoxyline ferrique et la fuchsine.

45. — *Deux spermatides reliées par le cordon fibrillaire.* × 1650 *d.* C'est un stade semblable au précédent (fig. 44), où l'on voit, en plus, les deux baguettes centrosomiques avec leur filament extra-cellulaire *fil.* Dans la masse fibrillaire du cordon il y a des rangées de granules chromatiques, réliées à la paroi nucléaire.

46. — *Spermatide au premier stade.* × 1650 *d.* Le Nebenkern *Nb.* (*Z. i.*) a subi la première différenciation en devenant un corps sphérique et homogéne, de 3, 6 μ de diamètre. En son milieu, l'on voit, sous la forme d'une vacuole, la persistance de l'espace clair central de l'anaphase et un reste de substance chromatique. *Nb.* (*Z. i.*), Nebenkern formé par la moitié du cordon fibrillaire *Z. i.*

47. — *Spermatide au premier stade.* × 1650 *d.* C'est un stade un peu moins avancé que celui du dessin précédent (fig. 46), le Nebenkern étant encore fibrillaire; coupe légèrement oblique. Mêmes explications que dans les figures précédentes

48. — *Spermatide au deuxième stade.* × 1650 *d.* La sphère *S* (*Chr.*) se trouve dans l'angle formé par le noyau, qui a perdu sa structure vacuolaire, et le Nebenkern qui commence à former son enveloppe. *S* (*Chr.*), la sphère, formée par le quart du chromosome accessoire de la spermatide; *pl*, spongioplasme, en réseau serré et fin.

49. — *Spermatide au deuxième stade.* × 1650 *d.* C'est un stade plus avancé que le précédent (fig. 48), indiqué par une différenciation plus accusée du Nebenkern et par le déplacement de la sphère *S* (*Chr.*).

50. — *Nebenkern.* × 1650 *d.* Il commence à différencier sa masse centrale.

51. — *Spermatide au deuxième stade.* × 1650 *d.* Stade encore plus avancé que celui de la fig. 49. Autour de la masse centrale du Nebenkern, qui présente une série de sphérules périphériques, l'enveloppe du Nebenkern

est très développée et divisée. La chromatine nucléaire commence à s'arranger à la phériphérie.

PLANCHE VI

Fig. 52. — *Spermatide immédiatement avant sa transformation.* × 1650 *d.* Le corps de la cellule est allongé, la sphère est au pôle antérieur, diamétralement opposé au Nebenkern, qui est complètement différencié. Au milieu du Nebenkern s'observe la baguette centrosomique *C.* Le noyau de la spermatide est réduit de volume et la cellule entière prend un ton pâle.

53. — *Spermatide au commencement de sa transformation* × 1650 *di.* La sphère est encore au pôle antérieur, non différenciée, tandis que la masse du Nebenkern s'est allongée autour du filament axile développé et l'enveloppe du Nebenkern a définitivement disparu; *fil.*, filament axile, plus gros dans sa partie antérieure, qui est d'origine centrosomique. Autour du filament axile, le Nebenkern forme une espèce d'enveloppe homogène et délicate, tandis que le reste est vacuolisé.

54. — *Transformation de la spermatide.* × 1650 *d.* Stade plus avancé que le précédent (fig. 53). Le corps de la cellule est en forme de biscuit et la sphère *S*, est differenciée en ses deux parties : le bouton terminal (spitzenknopf) ou akrosoma *bt.*, et le reste de la sphère *r.* Le filament axile s'est allongé, accompagné par le Nebenkern; *bt.*, le bouton terminal (akrosoma), corps sphérique, incolore et réfringent, provenant de la transformation du corps chromatique de la sphère, et qui reviendra se placer en avant de la tête du spermatozoïde; *r.*, reste de sphère, simple amas de cytoplasme condensé, qui dégénère.

55. — *Transformation des spermatides.* × 1650 *d.* Stade plus avancé que le précédent (fig. 54), puisque l'allongement du corps de la spermatide est plus avancé.

a. — Le bouton terminal (akrosoma), *bt.*, est en train de revenir à l'avant du noyau.

b. — Le bouton terminal a acquis sa place définitive.

56. — *Transformation de la spermatide.* × 1650 *d.* Stade plus avancé que le précédent (fig. 55) puisque la condensation de la chromatine nucléaire a commencé. Le bouton terminal (akrosoma) *bt.*, est en retard et en arrière; *p.*, sorte de bec ou pointe antérieure formée par la chromatine condensée.

57. — *Hystogénèse du spermatozoïde.* × 1650 *d.* La chromatine nucléaire est complétement condensée en un corps sphérique, très petit relativement, de 2, 7 μ de diamètre, portant sur sa partie antérieure le bouton terminal, aplati. La région intermédiaire (mittelstüsck), *C.*, qui est d'origine centrosomique, est dèvenue plus épaisse, en vue de sa différenciation ultérieure.

58. — *Hystogénèse du spermatozoïde.* × 1650 *d.* Stade analogue au précédent (fig. 57), représentant une meilleure vue de profil.

59. — *Hystogénèse du spermatozoïde.* × 1650 *d.* L'allongement de la tête du spermatozoïde commence; elle a à ce moment une forme ovale, et est pointue aux extrémités

Fig. 60. — *Hystogénèse du spermatozoïde.* × 1650 *d.* Commencement de différenciation de la région intermédiaire (mittelstück) *C.* qui est divisée en deux baguettes parallèles.

61. — *Hystogénèse du spermatozoïde.* × 1650 *d.* Les deux moitiés de la région intermédiaire *C.*, ont grossi et tendent à s'éloigner l'une de l'autre. Le bouton terminal (akrosoma) redevient sphérique et se soude davantage avec la tête du spermatozoïde.

62. — *Hystogénèse du spermatozoïde.* × 1650 *d.* La tête s'est allongée et amincie, le bouton terminal *bt.* a pris une forme conique, avec la pointe dirigée en avant, et une moitié de la région intermédiaire *ap.* s est aplatie en forme de lamelle ; elle deviendra l'appendice céphalique L'autre moitié *C.*, reste en rapport avec la tête et forme la région intermédiaire, définitive, de la queue du spermatozoïde.

63. — *Hystogénèse du spermatozoïde.* × 1650 *d.* Le remaniement de la chromatine de la tête du spermatozoïde est commencé; la chromatine n'est plus compacte, elle devient granuleuse. Ce changement doit être attribué à l'allongement considérable de la tête du spermatozoïde, longue de 8 μ dans ce stade. En même temps la lamelle *ap.* (*C.*,) a perdu tout rapport avec la queue et est fixée définitivement sur la partie basale, excavée, de la tête du spermatozoïde.

64. — *Hystogénèse du spermatozoïde.* × 1650 *d.* L'éparpillement des granules chromatiques est très accentué, ce qui est dû au développement plus accusé que dans le stade précédent, de la tête du spermatozoïde. La tête dans ce stade est de couleur pâle, à cause de ces modifications.

a. — Vue de profil. L'appendice céphalique *ap.* a perdu sa colorabilité et a acquis la forme d'une baguette homogène, dont l'extrémité libre est plus épaisse et se termine par un bord droit.

b. — Coupe transversale de la tête du spermatozoïde. La forme, en section, est triangulaire, et non encore aplatie comme à l'état définitif. La chromatine est condensée à la périphérie en une couche plus compacte, et persiste encore au milieu, sous forme d'amas irrégulier et transitoire.

65. — *Hystogénèse du spermatozoïde.* × 1650 *d.* L'aspect général est le même que dans le stade précédent (fig. 64), seulement l'appendice céphalique *ap.* s'est beaucoup allongé; sa longueur est d'environ 15 μ.

66. — *Coupe à travers la région nutritive des spermatozoïdes.* × 350 *d.* En haut dans le dessin on voit la région nutritive *n.* dégénérée, mais encore intacte, mais aucune trace d'arrangement folliculaire, à son niveau. Tandis que dans le bas du dessin, on voit des restes des cavités folliculaires, remplies par des spermatozoïdes, mêlés irrégulièrement à des débris de la zone nutritive, qui se présentent sous forme de sphérules de différentes dimensions; *n.f.*, noyau folliculaire ; *n.*, région nutritive.

SUR LES MOUVEMENTS DE TORSION DE L'ŒIL

PAR

YVES DELAGE
Professeur à la Faculté des Sciences de Paris

Quand on est atteint d'une infirmité physique, au lieu de s'en lamenter ou simplement de le supporter en toute patience, il est plus sage, quand on le peut, d'en tirer parti. C'est ce que j'ai cherché à faire le fort astigmatisme myopique dont je suis affecté. Je l'ai utilisé pour l'étude des mouvements de torsion de l'œil, pour laquelle ce vice de la réfraction fournit un avantage d'autant plus précieux que les emmétropes ne peuvent se le procurer en se munissant de bésicles à verres cylindro-convexes, bien que ces verres les rende myopes et astigmates. La différence vient de ce que les bésicles sont fixées sur le nez et non sur la cornée et tournent comme la tête et non comme le globe de l'œil.

I

Les torsions de l'œil dans les rotations de l'orbite.

A. **Moyens d'étude et dispositif de l'expérience.** — Quand on regarde une tache lumineuse ronde, quelque peu distante, si on est emmétrope ou si l'on a convenablement corrigé les vices de réfraction de son œil, on la voit ronde comme elle est, limitée par une

ligne nette, et avec ses dimensions vraies. — Si on est myope, comme la rétine coupe à quelque distance de sa pointe le cône lumineux qu'elle forme dans l'œil, on la voit plus grande et moins vivement lumineuse, mais ronde encore. Cette image élargie a d'ailleurs les bords peu diffus et assez est nettement limitée. Son diamètre varie dans le même sens que le degré de myopie. — Si on est myope et astigmate, l'élargissement est plus grand suivant le méridien le plus myope et la figure devient elliptique, à grand axe dirigé parallèlement au méridien le plus myope, c'est-à-dire perpendiculairement à l'axe des verres correcteurs. L'axe de cette ellipse est invariablement lié à l'œil et peut servir à mesurer ses torsions.

Nous appelons *torsion* la rotation autour d'un axe passant par le centre optique de l'œil et par la *fovea* ou, ce qui revient à peu près au même, par le centre optique et le point de visée, c'est-à-dire par la ligne de regard. Cet axe est antéro-postérieur dans la position primaire de l'œil. Dans les autres positions il peut prendre des obliquités diverses : mais, pour le moment, nous ne considérons que l'œil dans sa position primaire, c'est-à-dire tel qu'il est orienté lorsqu'on regarde horizontalement devant soi à l'infini.

Dans ces conditions, la ligne de regard est horizontale antéro-postérieure. Quand l'œil tourne autour d'elle (torsion) les méridiens de la cornée tournent comme l'œil, et le grand axe de la tache lumineuse elliptique tourne aussi comme l'œil, dans le même sens et du même angle. La rotation de cet axe peut donc servir à mesurer les torsions de l'œil.

Voici le dispositif de l'expérience.

L'observateur (c'est moi) se place assis et fortement assujetti dans tous les sens, la tête, en particulier, rigoureusement immobilisée dans la situation primaire, dans une caisse en forme de prisme rectangulaire, dont la paroi située devant lui a été enlevée (fig. 1). La paroi contre laquelle s'appuie son dos est munie d'un fort tourillon en fer horizontal et placé exactement au niveau de la racine de son nez. Ce tourillon peut tourner, entraînant la caisse avec lui, dans un trou percé

dans un robuste support fixe. Deux aides font tourner la caisse, et, dans ce mouvement, le corps de l'observateur décrit un cercle autour d'un centre passant entre ses deux yeux. Un cercle gradué de quinze en quinze degrés est dessiné sur le dos de la caisse autour du tourillon comme centre et permet de connaître les angles d'inclinaison du corps de l'expérimentateur.

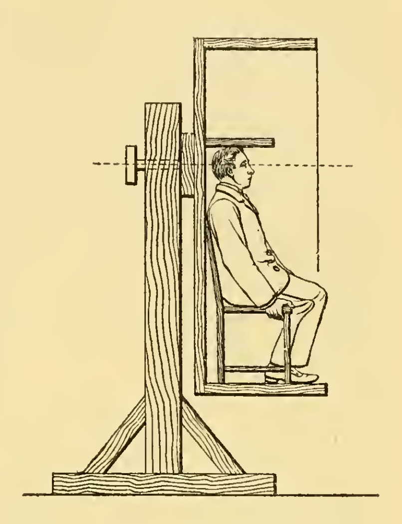


Fig. 1. — Dispositif de l'expérience.

En face de lui, à une distance de cinq à six mètres, exactement sur le prolongement du tourillon est un tableau perpendiculaire à ce dernier. Sur ce tableau, A (fig. 2), est tracée, une circonférence AB, ayant son centre au point où le tourillon prolongé rencontrerait le tableau. Ce cercle est divisé de cinq en cinq degrés, les degrés intermédiaires étant évalués au jugé. Le centre, C, est percé d'un trou rond, derrière lequel une veilleuse donne une image lumineuse ronde. Sur la circonférence se meut un curseur, D, portant une seconde veilleuse. Toute l'expérience se fait dans une salle obscure que les veilleuses ne suffisent pas à éclairer. Les aides font la lecture au moyen de petites lanternes munies d'écrans empêchant leur lumière d'éclairer la pièce.

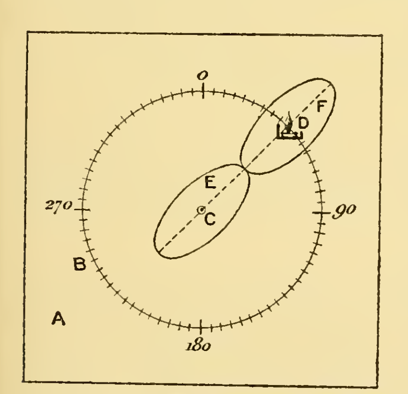


Fig. 2. — Images lumineuses vues par l'expérimentateur.

Quand l'observateur regarde la veilleuse centrale, il voit une tache lumineuse elliptique, E, dont le grand axe lui apparaît suivant

une certaine direction. Il indique alors à un aide de mouvoir le curseur lumineux jusqu'à ce qu'il soit sur le prolongement du grand cercle de l'ellipse. Une simple lecture sur le cercle gradué du tableau indique alors la direction de cet axe.

Une difficulté résulte de ce que le curseur lumineux est vu, lui aussi, non comme un point, mais comme une large tache elliptique. J'ai essayé d'abord de corriger cet inconvénient en mettant devant l'œil un verre correcteur percé d'un trou central. Je regardais la lumière centrale par le trou et celle du curseur à travers le verre. Mais la déviation des rayons lumineux par leur réfraction à travers le verre correcteur introduisait une nouvelle cause d'erreur.

J'ai tourné la difficulté en donnant au rayon du cercle gradué une longueur telle que les deux ellipses soient exactement tangentes lorsque leurs grands axes sont en ligne droite. Cette tangente est facile à apprécier, et le curseur, situé au centre de l'ellipse fournie par la lumière qu'il porte, est alors sur le prolongement du grand axe de l'ellipse fournie par la lumière centrale.

On opère de la manière suivante.

L'observateur regarde la lumière centrale avec un œil, l'autre œil étant fermé et fait noter l'inclinaison de l'image centrale quand, la caisse étant au zéro, la tête est verticale. Puis il se fait tourner de quinze degrés, fait noter la nouvelle inclinaison de l'image, puis de trente degrés et ainsi de suite jusqu'à avoir fait le tour complet.

On note ainsi les inclinaisons de l'image pour chacun des deux yeux, dans la rotation à droite et dans la rotation à gauche.

Si l'astigmatisme de l'observateur est oblique, ce qui est le cas pour moi, on note l'obliquité de l'image au point zéro et on retranche le nombre de degrés trouvé de tous les nombres fournis par les lectures ultérieures.

Ces observations sont passablement pénibles quand l'inclinaison du corps dépasse l'horizontale. D'autant plus que chaque lecture prend un temps assez long, l'observateur devant indiquer à l'aide, dans quel sens il doit manœuvrer le curseur pour que la tangence des deux ellipses soit parfaite.

B. **Construction des courbes de torsion.** — Si, pendant la

rotation du corps, l'œil restait immobile par rapport à l'orbite, les expériences n'auraient pas de sens, puisque l'œil tournerait du même angle que le corps. Mais on sait depuis longtemps qu'il n'en est pas ainsi. Il y a plus de trente ans, Javal avait fait la remarque que, lorsqu'un astigmate incline la tête sur l'une ou l'autre épaule, son astigmatisme cesse d'être corrigé par les verres qui le corrigent dans la position primaire de la tête. D'où l'inconvénient qu'il y a à lire au lit, la joue sur l'oreiller, quand on porte des verres cylindriques. Quand on incline la tête sur l'épaule droite par exemple, l'œil tourne à droite, avec l'orbite, mais moins que celle-ci : il ne se laisse pas passivement entraîner et se tord sur son axe antéro-postérieur d'un certain angle, en sens inverse de la rotation de la tête. Si la tête s'incline sur l'épaule droite (rotation directe), il se tord vers la gauche (rotation indirecte), et inversement.

Ces torsions ont sans doute pour rôle de fournir des indications inconscientes sur l'inclinaison de la tête.

Ce sont ces torsions que j'ai cherché à mesurer avec la précision que comporte ce genre de recherches, ce qui n'avait jamais été fait pour les rotations de la tête de quelque 20 à 25 degrés à 360 degrés.

Pour représenter les torsions correspondantes à chaque inclinaison de la tête, j'ai employé les deux procédés suivants :

1° On trace deux circonférences concentriques, l'une intérieure, B, portant des divisions de quinze degrés en quinze degrés qui correspondent aux inclinaisons du corps de l'observateur, l'autre extérieure, C, divisée de cinq degrés en cinq degrés, sur laquelle on inscrit les torsions de l'œil, correspondantes aux inclinaisons successives indiquées sur la circonférence intérieure, et l'on joint par un trait l'indication relative au corps, à l'indication correspondante relative à l'œil. Les lignes ainsi tracées font, avec les rayons des circonférences, des angles qui indiquent le sens de la torsion de l'œil dans l'orbite, et ils amplifient cette torsion suivant un rapport constant, en ce sens que les arcs des torsions réelles sont reportés avec leurs longueurs réelles sur des

circonférences plus petites. Le rapport de l'amplification est celui du rayon de la grande circonférence à celui de la petite.

Dans mes figures, ce rapport se trouve être de $\left(\frac{57}{46}\right)$: il n'a pas été choisi à dessein.

En inspectant les figures des planches VII à XI on voit assez bien la marche générale du phénomène.

Mais j'ai employé aussi une autre représentation que je trouve préférable.

On trace une circonférence, A, et ses rayons de quinze en quinze degrés. Sur chacun des rayons on prend une longueur proportionnelle au nombre de degrés de l'angle de torsion correspondant, en dedans de la circonférence quand la rotation de l'œil est en retard sur celle de l'orbite (ce sont les valeurs négatives de la torsion), en dehors de la circonférence, sur le prolongement des rayons, quand la rotation de l'œil est en avance (valeurs positives), et l'on joint les points ainsi obtenus par un trait continu. C'est en somme la courbe des torsions de l'œil dans l'orbite, dressée comme d'ordinaire au moyen d'abscisses et d'ordonnées, avec cette particularité que la ligne des abscisses est une circonférence et que les ordonnées sont comptées sur les rayons.

Dans les figures des planches VII à XI la circonférence a un rayon de 57 millimètres de façon à ce que l'arc de 1 degré mesure un millimètre. Les longueurs portées sur les ordonnées sont d'autant de millimètres qu'il y a de degrés de torsion au point correspondant et par conséquent égale aux arcs de torsion. Le rapport d'amplification est 2π. Il est suffisant pour que les variations de la torsion se lisent bien.

L'évaluation des angles de torsion peut se faire à un ou deux degrés près dans les positions commodes, en ce sens que, si l'on répète plusieurs fois l'expérience, les écarts maxima des observations ne dépassent pas cette valeur. Mais, quand la position est très incommode, les écarts peuvent sans doute atteindre une valeur sensiblement plus grande. Il faudrait faire de nombreuses expériences pour les éliminer

et je n'ai pu encore en faire qu'un petit nombre. C'est par là, plutôt que par des irrégularités réelles dans le mouvement de torsion que je crois devoir expliquer certains crochets que présentent les courbes. Il se peut aussi qu'il y ait quelques variations dans l'astigmatique en ce qui concerne la part que le cristallin y prend ; enfin, il faut tenir compte de l'éventualité d'erreurs de lecture de la part d'un personnel peu expérimenté. Quoi qu'il en soit, j'ai cru devoir superposer à la courbe d'observations (trait fin) une deuxième courbe (trait gras) qui passe par la position moyenne entre ces petits accidents de la courbe et lui conserve sa physionomie générale en lui donnant plus de régularité. C'est à ces courbes corrigées que s'appliquent les considérations qui vont suivre.

C. **Étude des courbes.** — Quatre courbes ont été établies : œil droit rotation à droite (pl. VII), œil droit rotation à gauche (pl. VIII), œil gauche rotation à droite (pl. IX) et œil gauche rotation à gauche (pl. X). Nous examinons leurs caractères communs et leurs caractères comparatifs.

a. Caractères communs. — Quels que soient l'œil et le sens de rotation, on constate que, dès que l'orbite se met en mouvement, l'œil suit le mouvement de l'orbite, mais avec un certain retard. Ce retard (*torsion négative*) augmente assez rapidement, atteint 12 à 20 degrés, puis devient de moins en moins grand jusqu'à s'annuler. A ce moment, la torsion de l'œil est nulle comme au point zéro ; et il est à remarquer que le second zéro n'est pas diamétralement opposé au premier : il est éloigné de dix à soixante degrés du point 180 degrés où l'observateur a la tête en bas.

A partir de ce moment, le retard se transforme en avance (*torsion positive*) : celle-ci augmente peu à peu, passe par un maximum à peu près diamétralement opposé au maximum négatif précédent, mais moindre que ce dernier en valeur absolue. Puis, cette torsion positive diminue et, une fois le tour achevé, on retombe au zéro, ou à 1 à 3 degrés en deçà.

En ce qui concerne leur forme absolue, ces courbes ne sont ni des

circonférences ni des ellipses. Si les torsions positives étaient de même valeur absolue que les torsions négatives diamétralement opposées, elles auraient la forme d'une circonférence excentrique par rapport à celle des abscisses, son centre s'étant déplacé par rapport à celui de cette dernière perpendiculairement à la ligne joignant les deux zéros. Mais les torsions positives étant plus faibles, le diamètre joignant les deux maxima est plus petit que le diamètre perpendiculaire. Ce dernier ne se confond pas avec la ligne joignant les deux zéros, laquelle est un peu plus longue que lui. Ce ne sont pas des ellipses (disons plutôt des figures ayant l'allure générale d'une ellipse), parce que les deux zéros ne sont pas diamétralement opposés et que l'aplatissement dans le sens du grand axe est plus grand d'un côté que de l'autre. Ce sont des circonférences excentriques par rapport à celle des abscisses (leur centre s'étant déplacé perpendiculairement à la ligne qui joint les deux zéros), aplaties perpendiculairement à cette ligne et asymétriques, l'aplatissement étant plus fort du côté de la torsion négative que du côté de la torsion positive.

b. Comparaison des quatre courbes. — Il semble au premier abord que les quatre courbes devraient être identiques.

On ne voit pas pourquoi l'œil droit différerait de l'œil gauche. De fait, nous verrons qu'il ne présente avec lui que des différences individuelles de même ordre que celles qui existent entre les yeux des différents individus.

D'autre part, quand un même œil tourne successivement dans les deux sens, on ne voit, au premier abord, pas pourquoi les courbes de torsion seraient différentes. Quand l'orbite est inclinée de 90° vers la gauche par exemple, il semble qu'il n'y ait pas de raison pour que la torsion correspondante de l'œil soit différente, selon que l'inclinaison a été obtenue par une rotation de 90° vers la gauche ou de 270° vers la droite. Pourquoi n'y aurait-il pas ici quelque chose d'analogue à la loi de Donders, d'après laquelle, dans les orientations diverses de la pupille (l'orbite étant sur la position primaire), la situation de l'œil par rapport à l'orbite est la même quelle que soit la voie qu'il ait suivie

pour réaliser l'orientation qu'il présente? Elle est la même, par exemple, quand on regarde en haut et à droite, que l'on ait dirigé le regard d'abord en haut puis à droite ou d'abord à droite puis en haut.

Et bien il n'en est rien.

La simple inspection des courbes montre que les torsions en un même point de la courbe des abscisses sont très différentes selon que la rotation s'est effectuée par la droite ou par la gauche. En gros, elles sont plutôt semblables, à une même distance angulaire du point zéro, quel que soit le sens de la rotation. Cela d'ailleurs résulte implicitement des constatations du paragraphe précédent.

Si elles étaient rigoureusement les mêmes, les courbes seraient géométriquement symétriques par rapport à la ligne 0-180: les différences qu'elles présentent doivent donc être rapportées, pour chacune, à la symétrique de l'autre par rapport à l'axe 0-180. Aussi, pour faciliter les comparaisons, ai-je dû, pour les rotations à gauche, établir géométriquement la courbe (trait pointillé) symétrique de celle fournie par l'observation (trait fin), et c'est cette courbe, corrigée de la manière indiquée plus haut (trait gras), qui sert à la comparaison.

α) *Les deux courbes de l'œil droit.* — Si l'on compare les rotations de l'œil droit dans les deux sens, on voit que les deux courbes (pl. VII et VIII) ne se ressemblent pas du tout. Elles présentent bien l'une et l'autre les successions d'augmentation négative, maximum négatif, diminution négative, zéro, augmentation positive, maximum positif, diminution positive et zéro; mais, sauf cela, elles sont très différentes.

Tandis que, dans la rotation à droite, le zéro inférieur est de 60° au delà du point 180°; dans la rotation à gauche, il est de 45° en deçà et la différence est de 105°. Il en résulte que les grands axes des deux courbes ne sont pas parallèles : ils forment un angle très prononcé.

D'autre part, le maximum négatif l'emporte beaucoup plus sur le maximum positif dans la rotation à droite (22° au lieu de 3°) que dans la rotation à gauche (15° au lieu de 10°); la torsion négative est plus grande dans la rotation à droite que dans la rotation à gauche,

tandis que la torsion positive est plus grande dans la rotation à gauche que dans la rotation à droite.

Ces deux constatations peuvent se combiner en la formule suivante : dans la rotation à droite, la torsion négative est plus forte et plus étendue le long de la ligne des abscisses que dans la rotation à gauche; tandis que la torsion positive est plus forte et plus étendue dans celle-ci que dans celle-là.

β) *Les deux courbes de l'œil gauche.* — La comparaison des deux courbes de l'œil gauche (pl. IX et X) conduit à des constatations semblables, mais en sens inverse et moins accentuées. Ici, c'est dans la rotation à droite que le zéro inférieur est en deçà de 180°, dans la rotation à gauche qu'il est au-delà. La différence n'est ici que de 45°.

Ici, c'est dans la rotation à gauche que la torsion négative est la plus grande et la plus étendue, et c'est dans la rotation à droite que la torsion positive l'emporte par ces deux caractères.

γ) *Les courbes de sens inverse des deux yeux.* — Il résulte de l'analyse des constatations précédentes ce fait, que confirme l'examen objectif des courbes, que les courbes des deux yeux qui se ressemblent sont celles de rotation à droite de l'œil droit et de rotation à gauche de l'œil gauche, et celles de rotation à gauche de l'œil droit et de rotation à droite de l'œil gauche.

Ce résultat, en apparence surprenant, se conçoit au contraire fort bien si l'on remarque que les torsions à droite de l'œil droit et à gauche de l'œil gauche sont l'une et l'autre des *torsions en dehors*, symétriques et s'opérant par les mêmes muscles ; de même pour les torsions de l'œil droit à gauche et de l'œil gauche à droite qui sont l'une et l'autre des *torsions en dedans*.

On peut, dès lors, résumer ce qui précède sous une forme plus générale et plus conforme à la réalité des choses en disant : *Dans les rotations de l'orbite en dehors, le zéro inférieur des torsions correspondantes est au-delà du point 180°; dans les rotations en dedans, il est en deçà; les torsions négatives sont plus fortes et étendues dans les premières que dans les secondes, tandis que les*

torsions positives sont plus fortes et plus étendues dans celles-ci que dans celles-là. Dans les unes comme dans les autres, les torsions négatives sont plus fortes que les positives, et la forme de la courbe est celle d'une circonférence dont le centre s'est déplacé, par rapport à celui de la circonférence des abscisses, perpendiculairement à la ligne passant par les deux zéros, et qui aurait été aplatie asymétriquement, plus fortement du côté de la torsion négative.

Les courbes symétriques des deux yeux devraient être identiques. Elles ne le sont pas : la distance du zéro inférieur au point 180° est différente, ainsi que la valeur absolue et relative des torsions négatives et positives. Il y a là des différences individuelles tenant aux différences des yeux et qui se retrouveraient sans doute chez les différents individus.

Il faut constater ici, comme dans la plupart des phénomènes physiologiques, l'existence d'un *coefficient personnel*, différent selon les individus et aussi pour les deux yeux d'un même individu. Mais cela n'ôte pas leur réalité aux conclusions que nous avons tirées de l'étude des phénomènes.

Il y aurait intérêt à ce que ces expériences pussent être faites sur de nombreux individus. Il n'a pas dépendu de moi de le faire.

J'ai résumé dans un schéma (pl. XI) l'ensemble des indications fournies par les courbes de torsion, en réunissant dans la même figure la courbe de torsion pour les rotations en dehors (trait gras plein, T) et pour les rotations en dedans (trait gras pointillé, N). La première est la moyenne entre la courbe de torsion de l'œil droit dans la rotation à droite (Ddm) et celle de l'œil gauche dans la rotation à gauche (Gg'm) ; la seconde est la moyenne entre la courbe de torsion de l'œil droit dans la rotation à gauche (Dg'm) et celle de l'œil gauche dans la rotation à droite (Gdm). Les deux courbes, rapprochées, montrent bien leurs différences en ce qui concerne la situation du zéro inférieur et les valeurs relatives des torsions positives et négatives, dans l'un et l'autre cas.

Remarquons que la quasi symétrie des deux zéros inférieurs par rapport au point 180° ne doit pas s'interpréter comme une ressemblance qui deviendrait une identité fonctionnelle si la symétrie était parfaite, car les deux courbes s'appliquent à des rotations *dans le*

même sens (courbe de rotation à droite, ou symétrique de la courbe de rotation à gauche), en sorte que l'identité fonctionnelle devrait se traduire par deux courbes superposables par glissement entre deux parallèles et non par deux courbes symétriques.

Ultérieurement, nous examinerons les relations entre ces différences, dans la rotation en dehors ou en dedans, et l'appareil musculaire de l'œil.

LES TORSIONS DE L'ŒIL DANS LES ORIENTATIONS OBLIQUES DU REGARD, L'ORBITE RESTANT DANS LA POSITION PRIMAIRE.

En commençant les recherches précédentes, je n'avais pas l'intention d'aborder le sujet du présent chapitre. J'y ai été amené malgré moi par les circonstances suivantes.

Dans une première série d'expériences tentées l'année dernière, j'avais installé la caisse décrite page 263 d'une façon quelque peu différente : le tourillon servant d'axe au mouvement, était situé au milieu de la hauteur de la paroi dorsale et l'observateur s'y tenait debout ; en sorte que l'axe de rotation, au lieu de passer entre les deux yeux, c'est-à-dire, à très peu près, par la ligne de regard dans la position primaire, passait par le milieu de son dos. La lumière, située au centre du cercle gradué placé en face de lui, restant sur le prolongement du tourillon, il en résultait que l'œil regardant cette lumière, n'était jamais dans la position primaire, il était dans une position secondaire aux angles, 0, 90, 180 et 270, et dans une position tertiaire à tous les angles intermédiaires. En d'autres termes, le regard était dirigé soit directement en haut ou en bas, à droite ou à gauche, soit obliquement dans une direction intermédiaire.

Dans les positions secondaires, en haut, en bas, à droite ou à gauche, où l'on s'accorde à reconnaître qu'il n'y a pas de torsion de l'œil dans l'orbite, la chose a donc peu d'inconvénient. Mais dans les posi-

tions tertiaires (obliques intermédiaires) on admet une torsion. Cette torsion se combinant dans mes expériences avec celle due à la rotation de l'orbite, pouvait fausser mes résultats.

J'aurais pu la mesurer et l'ajouter algébriquement à la torsion totale : j'ai préféré supprimer la cause d'erreur en disposant la caisse à rotation comme on l'a vu.

Mais cela m'a entraîné à étudier les torsions de l'œil dans l'orientation oblique de la ligne de regard, l'orbite restant dans la position primaire.

Telle est l'origine de cette seconde partie de mon travail. Je n'ai pas à regretter de l'avoir entreprise, car on verra qu'elle m'a conduit à rectifier une erreur qui s'était introduite dans la science et m'a fourni quelques résultats inattendus.

Si l'on ouvre un traité de physiologie, on y trouve les mouvements de torsion de l'œil (*Raddrehung* des Allemands) définis, ainsi que nous l'avons fait, comme des rotations autour de la ligne de regard, que cette ligne soit d'ailleurs dirigée comme on voudra, l'œil étant dans une position primaire, secondaire ou tertiaire quelconque. Il y est dit aussi que ces mouvements de torsion ne se présentent que dans les positions tertiaires. Enfin, en ce qui concerne leur direction, on dit que la torsion est directe (c'est-à-dire dans le sens des aiguilles d'une montre placée en face de l'observateur, le cadran tourné vers lui) quand on regarde en haut et à droite, ou en bas et à gauche, indirecte quand on regarde en bas et à droite, ou en haut et à gauche. Comme les situations dans ces deux cas sont liées l'une à l'autre, nous nous en tiendrons à un seul, celui dans lequel on regarde en haut et à droite, ce qui facilitera et abrégera les raisonnements. Ainsi, quand on regarde en haut et à droite, il y aurait, d'après les physiologistes, torsion indirecte de l'œil autour de la ligne de regard.

Quelques définitions sont ici nécessaires.

On appelle *ligne de regard* la ligne qui joint la *fovea* au point que

l'œil regarde : cette ligne passe par le centre optique et, à peu de chose près, par le centre des mouvements de rotation du globe oculaire. On appelle *plan de regard* le plan passant par les lignes du regard des deux yeux. Remarquons que ce plan contient une droite fixe passant par les deux centres optiques, et, dans la position primaire de la tête (seul cas envisagé dans tout ce chapitre), cette droite est horizontale. Ce plan ne peut que tourner autour de cette droite comme axe, c'est-à-dire s'élever ou s'abaisser, mais non s'incliner à droite ou à gauche. Enfin, on appelle *horizon rétinien* un plan passant par le centre optique, invariablement lié à l'œil et tournant avec lui, horizontal quand l'œil est dans la position primaire. Son intersection avec la rétine passe par la fovea et est horizontale dans la position primaire. Il contient la ligne de regard. C'est ce que nous avons appelé, dans un travail antérieur[1], le méridien horizontal morphologique du globe oculaire. Je propose d'appeler *sagittal rétinien* le plan passant par la ligne de regard et perpendiculaire à l'horizon rétinien : c'est le sagittal morphologique, qui est vertical antéro-postérieur dans la position primaire, mais peut s'incliner diversement quand l'œil tourne.

Avec Helmoltz on mesure la torsion de l'œil par l'angle que forme l'horizon rétinien avec le plan de regard. C'est cette définition malheureuse qui a été la cause de l'imbroglio que nous allons avoir à débrouiller.

Nous pouvons maintenant préciser les choses et dire que, d'après les auteurs, quand on regarde en haut et à droite, le globe de l'œil subit une torsion indirecte par rapport au plan de regard.

Cette torsion est-elle une torsion réelle, telle que le pédoncule de l'œil, formé par le nerf optique, se tordrait sur lui-même comme une vis, telle qu'une génératrice rectiligne du cylindre qu'il forme deviendrait une hélice ?

Une première remarque rend cela fort douteux. On sait que l'œil

[1] Y. Delage : Les méridiens de l'œil et les jugements sur la direction des objets. (*Rev. gén. des Sc. pures et appliquées*, III, p. 114, 1892).

est mu par six muscles : deux situés dans le plan horizontal, le *droit externe* et le *droit interne* portant la pupille directement à droite ou à gauche ; deux situés dans le plan sagittal le *droit supérieur* et le *droit inférieur* qui portent la pupille l'un en haut, l'autre en bas et tous les deux notablement en dedans ; enfin, deux situés dans un plan vertical mais dirigé de manière à converger avec celui de l'œil opposé vers un point situé en avant du nez, l'*oblique supérieur* ou *grand oblique* portant la pupille en bas et en dehors et l'oblique inférieur ou petit oblique portant la pupille en haut et en dehors. Ces deux muscles sont donc synergiques des droits supérieur et inférieur pour les mouvements en haut et en bas, mais antagonistes en ce qu'ils portent la pupille l'un et l'autre en dehors, tandis que ceux-ci la portent en dedans. Leur composante externe est d'ailleurs notablement plus forte, mieux orientée pour avoir un moment efficace, que la composante interne les droits supérieur et inférieur. En outre, et c'est là le point qui nous intéresse, tandis que les muscles droits font tourner l'œil autour d'axes perpendiculaires à la ligne du regard et, par suite, n'impriment aucune torsion à l'œil, l'axe des obliques fait avec cette ligne un angle de 30° seulement, en sorte qu'ils ont une composante sur la ligne de regard, qui a une valeur relative considérable ($\cos 30° = 0,86$). Ainsi, les obliques produisent une torsion réelle du globe oculaire : le grand oblique produit la torsion en dedans *nasale*, le petit oblique la torsion en dehors *temporale* : le premier incline la partie supérieure du globe oculaire vers le nez, le second l'incline vers la tempe.

Si l'on se limite à l'œil droit (ce serait la même chose pour le gauche en renversant les termes), regarder en haut et à droite, c'est regarder en haut et en dehors. Le muscle oblique qui produit précisément ce mouvement est le petit oblique ; or, ce petit oblique produit en même temps une torsion temporale, c'est-à-dire directe, dans le sens des aiguilles d'une montre. Si donc l'œil subissait dans ce mouvement une torsion indirecte réelle, il faudrait accepter l'une ou l'autre des alternatives suivantes : 1° ou bien le petit oblique se

contracte pour porter la pupille en haut et en dehors : dans ce mouvement il produit nécessairement une torsion directe inséparable de son action totale ; cette torsion directe devrait être annihilée et faire place à une torsion indirecte, laquelle ne pourrait-être due qu'à une intervention du grand oblique ; mais en se contractant, le grand oblique, s'il confirme l'orientation de la pupille en dehors, tend à produire une orientation en bas ; pour que cet effet ne se produise pas, il faut une intervention du droit supérieur, lequel, en maintenant la pupille en haut, tend à la tirer en dedans, ce qui nécessite une intervention du droit externe ; 2° ou bien le petit oblique, n'intervient pas, bien qu'il soit précisément disposé pour produire l'orientation requise, mais le grand oblique intervient pour produire la torsion admise et son effet de traction de la pupille en bas doit être annihilé par le droit supérieur et le droit interne comme ci-dessus.

On voit à quelle complication cela entraîne. Ce n'est peut-être pas une raison suffisante pour affirmer que les choses ne se passent pas ainsi, mais cela suffit à éveiller notre attention et nous fait un devoir de soumettre la question à une sévère analyse[1].

Examinons donc cette prétendue torsion indirecte.

Elle est admise à la suite d'une expérience de Ruete, refaite maintes fois et dont les résultats matériels ne sont contestés par personne.

On se procure une image accidentelle d'un ruban horizontal, l'œil étant dans la position primaire rigoureuse ; puis on porte le regard dans une des directions obliques et l'on compare la direction de l'image accidentelle à celle de lignes horizontales et verticales tracées sur une tenture placée verticalement en face de l'observateur.

On constate que l'image ne coïncide pas avec les lignes horizon-

[1] On a des raisons expérimentales de croire que les six muscles interviennent dans tous les mouvements. On sait en outre que toute contraction d'un muscle s'accompagne de celle de son (ou ses) antagoniste, qui intervient pour l'ajustage exact du mouvement. Mais ici c'est tout autre chose qui aurait lieu : c'est la totalité d'une des actions partielles (et la principale) qui devrait être non seulement supprimée mais remplacée par son inverse. Je ne connais pas de précédent à un semblable mode d'action.

tales. Comme cette image est liée à la rétine, elle suit tous les mouvements de l'œil et tourne comme lui.

La direction de l'image est indiquée par le diagramme ci-joint (fig. 3) : on voit qu'elle est horizontale dans les positions primaire et secondaires, et oblique dans les positions tertiaires ; mais que, pour les orientation du regard en haut et à droite ainsi qu'en bas et à gauche, elle a tourné, par rapport à l'horizontale, dans le sens indirect ; tandis que, pour les orientations en haut et à gauche ainsi qu'en bas et à droite, elle a tourné dans le sens direct.

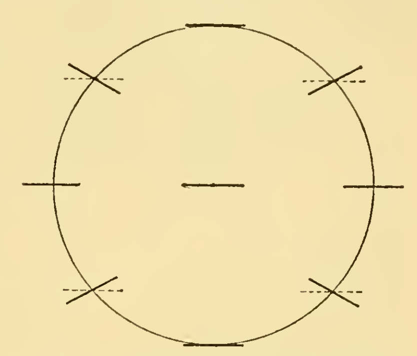


Fig. 3. — Direction de l'image accidentelle d'une droite horizontale dans les diverses orientations du regard. Les lignes pointillées marquent la direction de l'horizontale.

Mais peut-on en conclure que l'œil lui-même s'est tordu dans le même sens ?

Si, au lieu d'une image horizontale on se procure une image accidentelle verticale, on voit, par la même expérience, qu'elle a tourné, elle aussi, par rapport aux lignes verticales, mais en sens inverse de l'image horizontale : elle a tourné en sens direct en haut et à droite ainsi qu'en bas et à gauche, en sens indirect en haut et à gauche ainsi qu'en bas et à droite. Le diagramme ci-joint (fig. 4), résume la totalité du phénomène.

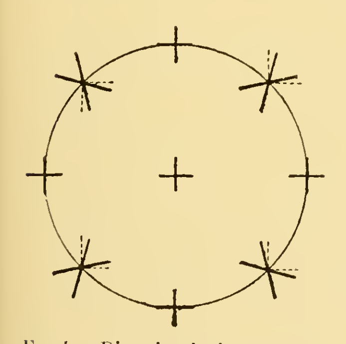


Fig. 4. — Direction des images accidentelles horizontales et verticales dans les diverses orientations du regard. Les lignes pointillées indiquent l'horizontale et la verticale.

Or, l'image verticale n'est pas moins liée à l'œil que l'horizontale, et celui-ci ne peut avoir tourné à la fois dans deux sens inverses.

Helmoltz fait remarquer avec raison que l'inclinaison de l'image horizontale est seule semblable à celle de

l'horizon rétinien par rapport au plan de regard, car l'intersection de l'horizon rétinien avec la tenture est l'image accidentelle de la ligne horizontale, telle qu'on la voit sur la tenture, et l'intersection du plan de regard avec la tenture est horizontale ; en sorte que l'angle de l'image accidentelle avec l'horizontale sur la tenture est dirigé dans le même sens[1] que l'angle de l'horizon rétinien avec le plan de regard : c'est-à-dire que l'angle de torsion de l'œil est tel qu'il l'a indiqué.

Au contraire, les lignes verticales de la tenture ne coïncident pas avec l'intersection de la tenture et d'un plan passant par la ligne de regard et perpendiculaire au plan de regard. Celui-ci est en effet, quand on regarde en haut, incliné en arrière, en sorte que son intersection avec la tenture est inclinée à droite quand on regarde à droite, à gauche quand on regarde à gauche. L'inclinaison de l'image verticale par rapport aux verticales de la tenture n'indique donc pas même, d'une façon certaine, l'obliquité de l'horizon rétinien par rapport au plan de regard.

Tout cela est juste en ce qui concerne l'angle de l'horizon rétinien avec le plan de regard, mais ne nous dit pas si l'œil a réellement subi une torsion négative, de même ordre que celle que pourrait lui imprimer un muscle oblique agissant seul.

Pour savoir ce qu'il en est, nous allons examiner ce que seraient les intersections, avec la tenture, de l'*horizon rétinien* et du plan que nous avons défini comme *sagittal rétinien*, après une rotation du globe de l'œil ayant amené, sans torsion, la ligne de regard à être dirigée en haut et à droite. Nous supposerons pour cela qu'il n'y a pas de muscles obliques, que les muscles droits orientent l'œil rigoureusement dans les positions secondaires et que la pupille est amenée en haut et à droite en tournant, conformément à la loi de Listing, autour d'un axe oblique passant par l'axe optique et situé dans le même plan que les axes vertical et transversal de l'œil, et par conséquent parallèle à la tenture de l'expérience de Ruete.

[1] Mais les deux angles ne sont pas égaux, car ils sont : l'un, la section droite, l'autre la section oblique du même angle dièdre qui est le véritable angle de torsion de Helmoltz.

Soient (fig. 5) *ss*, *hh*, les branches horizontales et verticales de la croix sur la rétine. En joignant les extrémités des branches au centre optique C et en les prolongeant jusqu'au plan **T** en *s's'*, *h'h'*, on obtient le dessin de l'image accidentelle de la croix sur la tenture, *ss s's'* et *hh h'h'* sont deux plans perpendiculaires l'un à l'autre et *s's'*, *h'h'* sont leurs intersections avec le plan **T**. Quand l'œil tournera autour d'un axe parallèle à **T** et passant par C, la croix *s's' h'h'* prendra une nouvelle position qui sera l'intersection avec **T** des mêmes plans *ss s's'*, *hh h'h'*, après leur rotation autour de l'axe.

Le problème se ramène donc à déterminer les intersections d'un plan horizontal et d'un plan vertical avec un plan perpendiculaire à leur intersection, lorsqu'on fait tourner le solide rigide formé par les deux premiers plans autour d'un axe passant par leur intersection et parallèle au troisième plan.

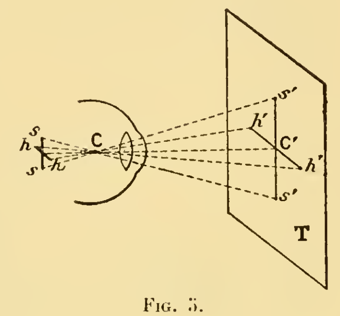


Fig. 5.

Soient (fig. 6) **H** et **S** les plans horizontal et sagittal perpendiculaires l'un à l'autre, se coupant suivant DE ; XY l'axe de rotation perpendiculaire à DE et coupant cette droite en O, mais oblique sur **H** et **S** et formant avec eux les angles φ et $90-\varphi$. Le plan transversal **T** dont on cherche les intersections avec **H** et **S** après la rotation est parallèle à XY et perpendiculaire à **H**, à **S** et à DE.

Remarquons que, si l'on déplace **T** parallèlement à lui-même, la position des intersections cherchées varie, mais non leur direction et, comme c'est cette dernière seule que l'on cherche, on peut placer **T** où l'on veut. Le plus avantageux est de le faire passer par XY. Il coupe alors **H** et **S** suivant OB et OB', celle-ci verticale, celle-là transversale.

Par un point quelconque A de XY, faisons passer un plan **P** perpendiculaire à X Y. Ce plan sera parallèle à DE. Les intersections BC

et B'C' de **P** avec **H** et avec **S** sont donc parallèles à DE, puisqu'elles ne peuvent la rencontrer et qu'elles sont situées chacune dans un plan qui contient aussi DE. **T** étant perpendiculaire à DE est donc aussi perpendiculaire à BC et à B'C'. Donc BB', intersection de **T** avec **P**, est perpendiculaire à BC et à B'C', et les angles ABC, AB'C' sont droits.

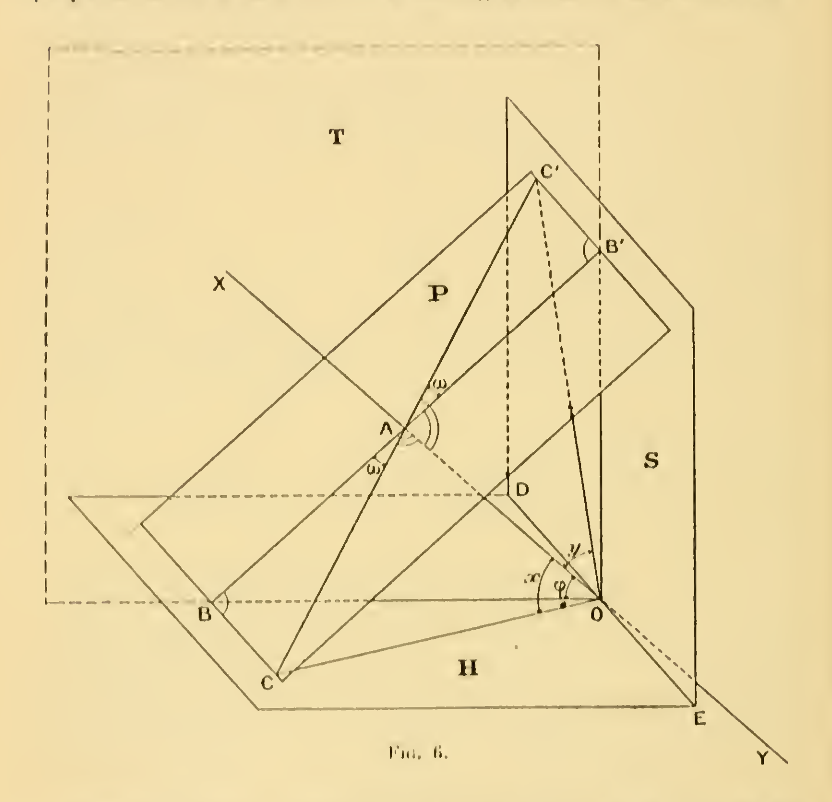


Fig. 6.

Lorsque l'on fera tourner le solide formé par les trois plans **H**,**S**,**P** autour de XY, l'angle de rotation ω se dessinera en vraie grandeur sur le plan **P**.

Pour trouver les intersections cherchées, il suffirait donc de tracer cet angle sur le plan **P** et de joindre au point O les points où les droites formant avec AB et AB' l'angle ω rencontreraient les intersections BC et B'C'. Mais on peut remarquer que nous ne cherchons pas la position absolue des dites intersections dans l'espace, mais leur position rela-

tive par rapport aux autres lignes du système, c'est-à-dire l'angle qu'elles forment avec elles. Dès lors, il est indifférent que ce soit le système **H, S, P** qui tourne autour de XY, **T** restant fixe, ou que ce soit **T** qui tourne, en sens inverse, le système **H, S, P** restant fixe. Cette dernière façon de faire rend la figure beaucoup plus simple.

Il nous suffit, dès lors, pour trouver les intersections cherchées, de faire tourner **T** autour de XY d'un angle ω, dans un sens tel que sa partie supérieure s'incline en avant. Son intersection avec **P** devient CC' et ses intersections avec H et S, qui sont les droites cherchées, sont OC et OC'. Pour déterminer leurs directions, nous calculerons les angles x et y qu'elles forment avec un droite connue du plan T, par exemple avec XY.

On trouve que ces angles sont :

$$tg\,x = tg\,\varphi\;séc\,\omega$$
$$tg\,y = cot\,\varphi\;séc\,\omega.[1]$$

Ainsi, nous pouvons tracer immédiatement sur le plan **T**, ramené maintenant à sa position initiale, les intersections cherchées, en faisant, avec la projection de XY sur ce plan, deux angles l'un x, au-dessous de XY, tel que $tg\,x = tg\,\varphi\;séc\,\omega$ et l'autre y, au-dessus, tel que $tg\,y = cot\,\varphi\;sec\,\omega$.

Les angles que fait XY avec la verticale et avec l'horizontale sont φ et $90-\varphi$ dont les tangentes sont $tg\,\varphi$ et $cot\,\varphi$. $Sec\,\omega$ étant > 1,

[1] Voici le calcul :

Remarquons que, XY étant perpendiculaire à **P**, les angles BAO, CAO, B'AO, C'AO sont droits et posons OA = 1.

Dans le triangle BAO, rectangle en A, on a :

$$AB = tg\,\varphi\,;$$

Dans BAC rectangle en B, on a :

$$AC = AB\;séc\,\omega = tg\,\varphi\;séc\,\omega\,;$$

et dans CAO, rectangle en A, on a :

$$tg\,x = AC = tg\,\varphi\;séc\,\omega\,;$$

De même on trouverait

$$tg\,y = cot\,\varphi\;séc\,\omega,$$

soit par un calcul parallèle au précédent, soit simplement en remarquant que la figure est la même, sauf que φ est remplacé par $90-\varphi$ et par conséquent $tg\,\varphi$ par $cot\,\varphi$.

$tg\,\varphi\,séc\,\omega$ et $cot\,\varphi\,séc\,\omega$ sont respectivement plus grands que $tg\,\varphi$ et $cot\,\varphi$. On voit par là immédiatement que l'intersection du plan horizontal s'abaisse à gauche au-dessous de l'horizontale et que l'intersection du plan sagittal se porte en haut à droite de la verticale : l'angle droit de la croix a donné un angle obtus. Tout cela est conforme à l'expérience.

Cherchons maintenant les angles α et β que forment les intersections de **H** et de **T**, ou de **S** et de **T**, non plus avec XY, mais respectivement avec l'horizontale et avec la verticale.

Ces angles sont faciles à calculer, car $\alpha = x - \varphi$ et $\beta = y - (90 - \varphi)$. On obtient :

$$tg\,\alpha = \frac{tg\,\varphi\,(1 - cos\,\omega)}{cos\,\omega + tg^2\,\varphi}$$

$$tg\,\beta = \frac{cot\,\varphi\,(1 - cos\,\omega)}{cos\,\omega + cot^2\,\varphi}.^{1}$$

Ces valeurs peuvent être mises sous la forme

$$tg\,\alpha = \frac{1}{2}\,sin\,2\varphi\,\frac{1 - cos\,\omega}{1 - cos^2\varphi\,(1 - cos\,\omega)}$$

$$tg\,\beta = \frac{1}{2}\,sin\,2\varphi\,\frac{1 - cos\,\omega}{1 - sin^2\varphi\,(1 - cos\,\omega)}.^{2}$$

[1] Voici le calcul :

$$tg\,\alpha = tg\,(x - \varphi) = \frac{tg\,x - tg\,\varphi}{1 + tg\,x\;tg\,\varphi} = \frac{tg\,\varphi\;séc\,\omega - tg\,\varphi}{1 + tg^2\varphi\;séc\,\omega}$$
$$= \frac{tg\,\varphi\,(séc\,\omega - 1)}{1 + tg^2\varphi\;séc\,\omega}.$$

Or, $séc\,\omega - 1 = \dfrac{1}{cos\,\omega} - \dfrac{cos\,\omega}{cos\,\omega} = \dfrac{1 - cos\,\omega}{cos\,\omega}$;

d'où $tg\,\alpha = \dfrac{tg\,\varphi\,(1 - cos\,\omega)}{cos\,\omega + tg^2\varphi}$.

On trouverait de même : $tg\,\beta = \dfrac{cot\,\varphi\,(1 - cos\,\omega)}{cos\,\omega + cot^2\varphi}$.

[2] Il suffit pour cela de multiplier tous les termes par $cos^2\varphi$ dans la première et par $sin^2\varphi$ dans la seconde. On a alors :

$$tg\,\alpha = \frac{sin\,\varphi\;cos\,\varphi\,(1 - cos\,\omega)}{cos\,\omega\;cos^2\,\varphi + sin^2\varphi}$$
$$= \frac{1}{2}\,sin\,2\varphi\,\frac{1 - cos\,\omega}{cos\,\omega\;cos^2\varphi + 1 - cos^2\varphi}$$
$$= \frac{1}{2}\,sin\,2\varphi\,\frac{1 - cos\,\omega}{1 - cos^2\varphi\,(1 - cos\,\omega)}$$

La valeur $tg\,\beta = \dfrac{1}{2}\,sin\,2\varphi\,\dfrac{1 - cos\,\omega}{1 - sin^2\varphi\,(1 - cos\,\omega)}$ s'obtient par un calcul parallèle.

Cette forme permet de voir que α et β croissent en même temps que ω et que φ, mais que leurs valeurs ne sauraient augmenter en même temps que celles de φ au-delà de $\varphi = 45^o$, puisque $sin\, 2\varphi$ est alors maximum : tandis que pour ω la limite théorique ne serait atteinte qu'à 180°. Mais, en fait, ω ne saurait dépasser ni même atteindre 45°, en sorte que, *pratiquement*, le maximum de α et de β est atteint pour $\varphi = \omega = 45^o$.[1]

On voit aussi que, pour $\varphi < 45^o$, on a $tg\, \alpha > tg\, \beta$; pour $\varphi = 45^o$, $tg\, \alpha = tg\, \beta$ et pour $\varphi > 45^o$, $tg\, \alpha < tg\, \beta$; ce qui montre que, quand la pupille est orientée plus vers le haut que vers le côté, la ligne horizontale paraît plus déviée que la verticale et inversement, tandis que la déviation est égale quand le regard est dirigé dans le plan bissecteur.

Les inclinaisons de l'image accidentelle sont résumées dans le diagramme de la fig. 4 (p. 277).

Revenons maintenant à la conclusion première et essentielle de cette étude géométrique, savoir que : lorsqu'on oriente la pupille en haut et à droite, les intersections des plans passant par les méridiens morphologiques horizontal et vertical antéro-postérieur avec un plan

[1] Dans la formule $tg\, \alpha = \dfrac{tg\, \varphi\, (1 - cos\, \omega)}{cos\, \omega + tg^2 \varphi}$, pour une valeur donnée de ω, le maximum de $tg\, \alpha$ correspond au maximum du seul facteur variable $\dfrac{tg\, \varphi}{cos\, \omega + tg^2 \varphi}$ ou au minimum de son inverse $\dfrac{cos\, \omega + tg^2 \varphi}{tg\, \varphi} = \dfrac{cos\, \omega}{tg\, \varphi} + tg\, \varphi$. Or le produit de ces deux termes étant égal à $cos\, \omega$ et, par conséquent, constant pour une valeur fixe de ω, leur somme sera minima quand ils seront égaux, c'est-à-dire pour $\dfrac{cos\, \omega}{tg\, \varphi} = tg\, \varphi$ ou $tg\, \varphi = \sqrt{cos\, \omega}$. Pour $\omega = 45^\circ$, $tg\, \varphi = \sqrt{cos\, 45^\circ} = 0{,}841$ et $\varphi = 40^\circ 4'$.

Si, dans la formule ci-dessus, on remplace φ par la valeur $\sqrt{cos\, \omega}$ qui donne à α sa valeur maxima, on a $tg\, \alpha = \dfrac{\sqrt{cos\, \omega}\, (1 - cos\, \omega)}{2\, cos\, \omega} = \dfrac{1 - cos\, \omega}{2\sqrt{cos\, \omega}} = \dfrac{sin^2 \frac{\omega}{2}}{\sqrt{cos\, \omega}}$

Pour $\omega = 45^o$, cela donne : $tg\, \alpha = \dfrac{sin^2\, 22^o 30'}{\sqrt{cos\, 45^o}}$ et $\alpha = 9^o 53'$.

Ainsi, pour $\omega = 45^\circ$, valeur pratiquement maxima de cet angle, la valeur maxima de α est fournie par $\varphi = 40^\circ 4'$ et atteint alors 9°53'. Cette note est due à l'obligeance de M. Boussinesq.

vertical transversal sont inclinées l'une et l'autre, la verticale en haut et à droite, l'horizontale à gauche et en bas.

Dans le mouvement qu'a fait l'œil pour orienter la pupille en haut et à droite, il n'y a eu aucune torsion réelle de la ligne de regard, pour la bonne raison que, la rotation s'étant faite autour d'un axe perpendiculaire à la ligne de regard, la projection de l'axe du mouvement sur la ligne de regard est nulle, de sorte que la composante du mouvement qui serait capable de produire une rotation autour de la ligne de regard est nulle aussi.

Ceux à qui ces considérations mathématiques ne sont pas familières, peuvent s'en convaincre par la remarque suivante. Si l'on fait passer par la ligne de regard un plan perpendiculaire à l'axe de rotation, ce plan reste en coïncidence avec lui-même pendant le mouvement. S'il y avait une rotation de l'œil autour de la ligne de regard, le plan serait entraîné et ne resterait plus en coïncidence avec lui-même, ce qui est contraire à ce qui vient d'être dit.

Ainsi, il n'y a pas torsion autour de la ligne de regard ; s'il y a torsion autour de cette ligne *par rapport au plan de regard*, c'est une torsion fictive. On pourrait presque dire fautive, car elle tend à induire en erreur en laissant croire qu'après la rotation, l'horizon rétinien est incliné *vers la gauche* (puisqu'il aurait tourné dans le sens indirect), tandis qu'en réalité, il est incliné *vers la droite*.

Avant d'aborder cette question, il est nécessaire de préciser quelques définitions.

Une droite est définie dans l'espace par deux points.

La direction d'une droite est définie par son parallélisme avec une droite définie par deux points.

Une droite est définie par un point et sa direction.

Les directions habituellement citées pour comparaison sont la verticale et l'horizontale. Or celles-ci ne sont point comparables, car elles ne sont pas définies au même degré. Par un point il ne peut passer qu'une verticale; donc une verticale est définie par un point

et sa direction et toutes les verticales sont parallèles. Par un point, il peut passer autant d'horizontales qu'on veut. L'horizontale n'est donc pas définie par un point et sa direction horizontale. Au concept de droite horizontale, il faut en substituer deux autres définis au même degré que celui de verticale. Je les emprunterai à l'anatomie humaine, La droite qui suit le rachis dans la position normale étant la *verticale*, j'appellerai *transversale* l'horizontale qui va d'une oreille à l'autre et *sagittale* celle qui va d'avant en arrière de l'occiput au nez, perpendiculairement à la précédente.

Ces trois droites sont perpendiculaires entre elles. Les directions verticale, transversale et sagittale sont parallèles aux lignes ainsi définies.

Sur ces trois coordonnés rectangulaires, on peut distinguer le *haut* et le *bas*, la *droite* et la *gauche*, l'*avant* et l'*arrière*.

Un plan est défini par deux droites qui se coupent et par deux droites qui ne se coupent pas mais qui sont parallèles. (Ici, un cercle vicieux se rattachant au postulatum des parallèles ; car deux droites qui, prolongées indéfiniment, ne se rencontrent pas, sont reconnues parallèles à ce qu'un même plan peut passer par toutes les deux). Il est défini aussi par une droite contenue dans lui et une direction autre que celle de cette droite, c'est-à-dire l'obligation d'être parallèle à une deuxième droite non parallèle elle-même à la première.

Les plans qui, par leur direction, servent de termes habituels de termes de comparaison sont le plan vertical et le plan horizontal. Or, ces termes ne sont pas plus de même ordre que la droite horizontale et la verticale, en ce sens qu'ils ne sont pas définies par un même nombre de conditions. Mais ici, c'est le concept plan horizontal qui est entièrement défini, et c'est celui du plan vertical qui ne l'est qu'incomplètement. Le plan horizontal est soumis à deux conditions celui de passer par une première droite horizontale, puis de passer par une deuxième horizontale, en sorte que par une horizontale donnée, on ne peut faire passer qu'un plan horizontal et, par un point donné, on ne peut faire passer aussi qu'un plan horizontal qui contiendra toutes les horizontales passant par ce point.

Le concept de plan vertical au contraire n'implique qu'une condition, celle de passer par une verticale, en sorte que, par une verticale donnée, on peut faire passer une infinité de plans verticaux, et, par un point donné, on peut en faire passer une infinité, tous assujettis à l'unique condition de contenir l'unique verticale passant par ce point.

On peut donc conserver la conception de *plan horizontal*, qui sera celui passant par nos deux coordonnées horizontales, la transversale et la sagittale; mais il faut compléter celle de plan vertical et lui en substituer deux autres, définies au même degré que celle du plan horizontal. Nous prendrons le *plan sagittal* passant par la verticale et la sagittale et le *plan transversal* passant par la verticale et la transversale.

Convenons d'appeler *v*, *t*, *s*, les trois droites coordonnées, et **H**, **T**, **S** les trois plans coordonnés. On remarquera que les trois coordonnées sont les trois intersections des trois plans coordonnés.

O sera leur point d'intersection.

Nous appellerons *droites obliques* celles dont la direction fait un angle différent de 0° ou de 90° avec l'une quelconque des droites coordonnées. Ainsi, une horizontale dirigée dans un des angles entre la transversale et la sagittale sera pour nous une oblique, bien qu'elle ne le soit pas au sens ordinaire. Nous appellerons de même *plans obliques* ceux faisant un angle différent de 0° ou de 90° avec l'un quelconque des plans coordonnés. Ainsi, un plan vertical non parallèle au plan sagittal ou au plan transversal sera pour nous oblique, contrairement au sens habituel de ce mot.

L'obliquité d'une droite est facile à désigner par rapport à nos directions cardinales. Les deux faces du plan **H** désignant le haut et le bas, celles du plan **S** la droite et la gauche, celles du plan **T** l'avant et l'arrière, il suffit de mener à la droite une parallèle par le point O et de voir dans lequel des angles dièdres ou trièdres des plans **H**, **S** et **T** passe la droite ou son prolongement.

Pour un plan la chose est plus délicate et, dans le langage courant, il règne à cet égard une grande confusion. On désigne ordinairement

l'obliquité du plan par celle de la ligne de plus grande pente ; mais quand un plan vertical est oblique par rapport aux plans sagittal et transversal, celle-ci ne fournit plus aucune indication sur cette obliquité.

On pourrait la définir par l'obliquité de ses intersections avec les plans cardinaux ou par celle des projections de trois coordonnées sur lui. Le plus simple est de la définir par celle d'une perpendiculaire abaissée sur lui du point O. L'obliquité du plan est ainsi ramenée à celle d'une seule droite.

Ces définitions établies, voyons quelles seront les obliquités d'un plan horizontal et d'un plan sagittal que nous ferons tourner autour d'axes vertical, transversal et oblique, ce dernier dirigé dans l'angle des deux précédents et dans leur plan.

L'obliquité produite est résumée dans le tableau ci-dessous, où l'on suppose que la rotation autour de l'axe vertical a lieu en avant et à droite, celle autour de l'axe transversal en avant et en haut, Il indique les effets de la rotation autour d'un seul des axes rectangulaires et autour de l'axe oblique, et ceux de deux rotations successives autour des axes rectangulaires, dans le cas où l'axe autour duquel a lieu la seconde rotation reste invariable dans l'espace pendant la première rotation et dans celui où il est entraîné par celle-ci.

Rotation autour d'un axe	Vertical	Transversal	Vertical puis transversal non entraîné	Transversal puis vertical non entraîné	Vertical puis transversal entraîné	Transversal puis vertical entraîné	Oblique en bas et à droite, parallèle au plan transversal
Plan horizont. (horizon rétinien)	Reste horizontal	Oblique en Avant Bas —	Oblique en Avant Bas —	Oblique en Avant Bas Droite	Oblique en Avant Bas Droite	Oblique en Avant Bas —	Oblique en Avant Bas Droite
Plan sagittal (sagittal rétinien)	Oblique en Avant — Gauche	Reste Sagittal	Oblique en Avant Haut Gauche	Oblique en Avant — Gauche	Oblique en Avant — Gauche	Oblique en Avant Haut Gauche	Oblique en Avant Haut Gauche

On voit par ce tableau que, pour obtenir par deux rotations successives autour des axes rectangulaires une obliquité de même sens que par une rotation unique autour de l'axe oblique intermédiaire aux précédents, il faut, si le second axe n'est pas entraîné, que la première rotation soit celle autour de l'axe parallèle au plan qui tourne; et, si le second axe est entraîné, que la première rotation soit celle autour de l'axe perpendiculaire au plan.

Or, quand l'œil tourne autour de deux axes successifs sous l'action de ses muscles droits, le second axe n'est pas entraîné dans la première rotation, puisqu'il est déterminé par les insertions de ceux des muscles droits qui n'ont pas encore agi et que ces insertions n'ont point changé de place puisqu'elles sont précisément sur le trajet de premier axe de rotation. Dès lors, si la rotation commence autour de l'axe transversal, le plan horizontal prendra l'obliquité voulue (qualitativement sinon quantitativement), tandis que le plan sagittal sera oblique seulement en avant et à gauche, et il lui manquera une rotation vers le haut pour prendre la position voulue. Et ce sera l'inverse si la rotation commence par l'axe vertical.

Ainsi quand, pour orienter la pupille en haut et à droite, au lieu de faire tourner l'œil autour d'un axe oblique qui l'amène par une seule rotation dans la position voulue, nous faisons tourner l'œil autour de ses axes rectangulaires, si nous dirigeons le regard d'abord en haut puis à droite, le plan horizontal ou horizon rétinien, **H**, s'incline dans le sens voulu, en avant en bas et à droite, tandis que le plan méridien perpendiculaire à l'horizon rétinien, ou plan sagittal rétinien, **S**, n'est oblique qu'en avant et à gauche, et il lui manque une inclinaison vers le bas, pour avoir l'inclinaison voulue. Et inversement, si nous dirigeons le regard d'abord à droite puis en haut, le plan **S** prend l'inclinaison voulue, tandis que le plan **H** n'est oblique qu'en bas et en avant, et il lui manque une inclinaison vers la droite pour avoir l'inclinaison voulue.

Dans le premier cas, pour obtenir pour le plan **S** une inclinaison vers le bas sans modifier l'inclinaison de **H**, il faudrait que l'œil tournât

autour d'un axe perpendiculaire à **H** (par exemple, pour l'œil droit, sous l'action du droit interne). Dans le second cas, pour obtenir pour le plan H une inclinaison vers la droite sans modifier l'inclinaison de **S**, il faudrait que l'œil tournât autour d'un axe perpendiculaire à **S** (par exemple, pour l'œil droit, sous l'action du droit supérieur).

Cela aurait pour effet de modifier l'orientation de la pupille en la ramenant en dedans et en bas dans le premier cas, en dedans et en haut dans le second.

Le résultat peut être obtenu par une rotation autour de la ligne de regard, intersection des plans **H** et **S**, c'est-à-dire une *torsion* à gauche ou indirecte dans le premier cas, à droite ou directe dans le second. Cette *torsion* modifie l'inclinaison de l'autre plan, non qualitativement mais quantitativement, en rendant, dans le premier cas, le plan **H** plus oblique en bas et à droite, moins oblique en avant, et, dans le second, le plan **S** plus oblique en avant, moins oblique en haut et à gauche.

Or, cette modification du second plan est sans doute [1] celle qui est nécessaire pour rendre les effets des deux rotations orthogonales successives non plus seulement semblables qualitativement, mais identiques quantitativement à ceux de la rotation autour de l'axe oblique intermédiaire.

Ainsi, dans l'orientation de la pupille en haut et à droite, il y aurait : quand on porte le regard d'abord en haut, puis à droite, une torsion indirecte ; quand on regarde d'abord à droite, puis en haut, une torsion directe ; quand on porte le regard directement en haut et à droite, pas de torsion du tout, puisque la rotation a lieu autour d'un axe perpendiculaire à la ligne de regard. Or, d'après la loi de Donders, la position de l'œil pour une orientation donnée de la pupille est la même quelle que soit la voie par laquelle elle est parvenue à cette orientation.

[1] Je dois dire, cependant, que je n'ai point soumis ce point à une vérification mathématique.

Comment donc s'expliquent ces résultats contradictoires ?

D'une façon bien simple.

Quand on porte le regard d'abord en haut, la ligne du regard s'incline en haut et en avant et forme un angle avec l'axe vertical. Quand ensuite on fait tourner l'œil autour de cet axe vertical la ligne de regard décrit deux cônes opposés par le sommet et, dans ce mouvement, l'œil subit une torsion directe.

C'est cette torsion directe qui est effacée par la torsion indirecte qui se produit en ce cas.

C'est la même chose quand on porte le regard d'abord à droite puis en haut, en remplaçant les torsions directe et indirecte par leurs inverses.

Il n'y a dans tout cela aucune torsion réelle mais seulement des torsions virtuelles résultant de la décomposition d'un mouvement simple en plusieurs autres; ou, si l'on préfère, la torsion dans un sens se produit par fractions infiniment petites, détruites une à une par des fractions infiniment petites de torsion en sens inverse.

La direction réelle de l'horizon rétinien, après que l'œil a effectué sa rotation, n'est pas complètement définie par l'image de la branche horizontale de la croix accidentelle sur la tenture.

Cette image n'est que l'intersection de l'horizon rétinien avec le plan **T**, elle n'est donc qu'une droite du plan. De ce que cette droite est descendante à gauche, on ne peut pas conclure que le plan lui-même soit incliné dans le même sens. Pour nous en convaincre, nous n'avons qu'à mener par un point de cette droite descendante à gauche une deuxième droite qui sorte du plan **T** et soit ascendante à gauche et à faire passer un plan par ces deux droites. Ce plan pourra être l'horizon rétinien et cela d'autant mieux que la ligne de regard contenue dans l'horizon rétinien est précisément descendante à gauche.

Dans un plan oblique on peut mener des lignes obliques de façons très diverses entre certaines limites. Une seule droite résume en elle toute l'obliquité du plan, c'est la perpendiculaire au plan. L'obliquité

du plan est donc définie par l'angle que forme sa perpendiculaire avec nos coordonnées rectangulaires.

Si (fig. 7), par la coordonnée verticale OV et la perpendiculaire OP au plan H on mène un plan VPH, celui-ci coupera le premier suivant une droite OH qui sera la ligne de plus grande pente du plan H.[1]

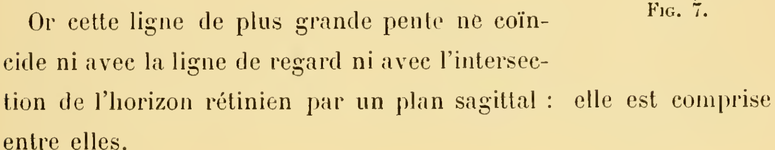


Fig. 7.

L'inclinaison et la direction de la ligne de plus grande pente définira donc l'obliquité de l'horizon rétinien.

Or cette ligne de plus grande pente ne coïncide ni avec la ligne de regard ni avec l'intersection de l'horizon rétinien par un plan sagittal : elle est comprise entre elles.

Voici la démonstration de cette proposition importante.

Soient (fig. 8) **H** un plan horizontal représentant l'horizon rétinien avant la rotation et YA l'axe de rotation coupant **H** au point O et faisant avec lui l'angle AOB = φ.

Par un point quelconque A de l'axe, faisons passez un plan **P** perpendiculaire à cet axe, qui coupera **H** suivant RT et qui rencontrera en B la projection OB, de OA sur H.

Dans la rotation autour de OA, AB va décrire dans le plan **P** un cercle. Après une rotation ω, AB sera venu en AC, l'angle CAB étant égal à ω. Le plan **H** aura pris la position **H'** définie par le point O qui n'a pas bougé et par la droite FC tangente à la circonférence au point C. Si l'on prolonge FC jusqu'à la rencontre de RT, en M, la ligne MO représente l'intersection de **H** et de **H'**. Etant dans le plan horizontal **H**, MO est horizontale ; elle indique donc la direction horizontale dans le plan **H'** et par conséquent la ligne de plus grande pente de **H'** est la perpendi-

[1] La ligne OH (fig. 7), est, en effet, de toutes les droites du plan celle qui forme avec OV l'angle le plus grand. Car, si on mène dans le plan H, par le point O, une autre ligne quelconque OH', dans l'angle trièdre OH'PV, on a :

$$H'OV < H'OP + POV$$
$$\text{Or } H'OP = 90° = HOP$$
$$\text{Donc } H'OV < HOP + POV$$
$$< HOV.$$

Remarquons, en outre, que les perpendiculaires à OH dans le plan H seront horizontales, car, si on en mène une au point O, étant perpendiculaire à OH et à OP, elle sera perpendiculaire au plan de ces deux droites et par conséquent à la verticale OV. Toutes les autres perpendiculaires à OH dans le plan seront aussi horizontales, comme parallèles à celle passant par O.

culaire à MO. Si donc nous abaissons du point C, dans le plan **H'**, une perpendiculaire CN sur MO, cette droite CN sera la ligne de plus grande pente de **H'**.

OA étant perpendiculaire sur **P**, et par conséquent sur AC, et CM étant perpendiculaire sur AC, OC est perpendiculaire sur CM (d'après le théorème des trois perpendiculaires). Dans le triangle MCO, l'angle MCO est donc droit et par suite les autres angles de ce triangle sont aigus. Il en résulte que CN tombe sur MO à l'intérieur du triangle MCO.

D'autre part, si par le point C on fait passer un plan perpendiculaire à BO, on voit que CP, intersection de ce plan avec **H'**, tombera dans le

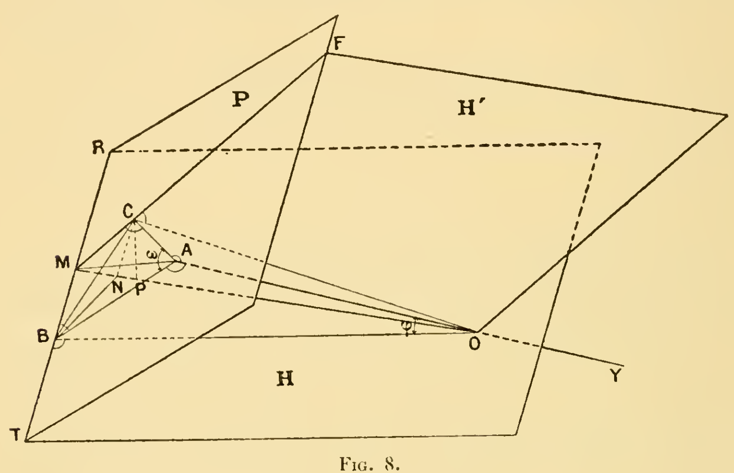


Fig. 8.

triangle MCO du côté opposé à CM par rapport à CN, puisque BO forme avec CO un angle COB plus grand que COM.

Or, que sont CM, CN et CP dans le plan **H'**, c'est-à-dire dans l'horizon rétinien après la rotation ?

CN, nous l'avons vu, est la ligne de plus grande pente du plan.

CM est la ligne de regard, ou plutôt une parallèle à la ligne de regard, car, si l'on trace au point O, dans un plan perpendiculaire à l'axe OA (et par conséquent parallèle au plan **P**) une parallèle à CM, cette droite sera perpendiculaire à l'axe OA.

Enfin CP est l'intersection de **H'** avec un plan sagittal passant par C.

Il résulte de là que, si au point O, on trace dans **H'** trois droites respectivement parallèles à CM, à CN et à CP, ces droites seront respectivement la ligne de regard, la ligne de plus grande pente de l'horizon rétinien et l'intersection de l'horizon rétinien avec un plan sagittal. Et l'on voit que, lorsque les angles φ et ω sont dirigés de telle manière que le regard soit orienté en haut et à droite (ce qui est le cas de la figure), la ligne de plus grande pente est dirigée, en bas, à gauche de l'intersection

avec un plan sagittal, et la ligne de regard à gauche de la ligne de plus grande pente. Q. E. D.

Le calcul montre que l'angle γ, formé par la ligne de regard et la ligne de plus grande pente de l'horizon rétinien, est donné par l'équation

$$tg\,\gamma = sin\,\varphi\ tg\,\frac{\omega}{2}.$$ [1]

Si donc on trace (fig. 9) un cercle **H'** représentant la section du globe oculaire par l'horizon rétinien après la rotation, et si l'on trace dans ce cercle la direction sagittale OP et la ligne de regard OM, on a immédiatement la ligne de plus grande pente de ce cercle en faisant avec OM un angle MON $= \gamma$, tel que $tg\,\gamma = sin\,\varphi\ tg\,\frac{\omega}{2}$. ON tombera entre OM et OP et les trois droites auront, dans l'orientation du regard en haut et à droite, les situation et direction respectives représentées sur la figure 9, où O est le centre optique de l'œil et M la fovea.

Cela nous donne la solution complète du problème.

ON étant la ligne de plus grande pente (fig. 9), toutes les perpendiculaires élevées sur elle dans **H'** seront horizontales et ces horizontales seront d'autant plus élevées qu'elles seront plus éloignées de N vers O et au-delà sur le prolongement de NO.

Si, au contraire, on mène dans **H'** des perpendiculaires à OM,

[1] Voici ce calcul (fig. 8) :

Traçons la droite MA et posons OA $= 1$.

Dans le triangle COA, rectangle en A, où COA $= \varphi$, on a :

$$CO = séc\,\varphi \quad \text{et} \quad CA = tg\,\varphi.$$

Les triangles CAM, BAM étant égaux comme ayant un côté commun et les autres côtés égaux en tant que formés par deux rayons et par deux tangentes issues d'un même point, les angles CAM et BAM sont égaux entre eux et chacun à $\frac{\omega}{2}$, et, dans le triangle CAM, rectangle en C, on a :

$$CM = CA\ tg\,\frac{\omega}{2} = tg\,\varphi\ tg\,\frac{\omega}{2}$$

et, dans le triangle MCO, rectangle en C, on a :

$$tg\,COM = \frac{CM}{CO} = \frac{tg\,\varphi\ tg\,\frac{\omega}{2}}{séc\,\varphi} = sin\,\varphi\ tg\,\frac{\omega}{2}$$

Or $\gamma =$ MCN $=$ COM.

Donc $tg\,\gamma = sin\,\varphi\ tg\,\frac{\omega}{2}$.

toutes ces perpendiculaires auront leur extrémité gauche plus élevée que leur extrémité droite, puisqu'elles couperont à gauche des horizontales plus élevées qu'à droite. Chaque point de l'horizon rétinien situé à gauche de la ligne de regard sera donc plus élevé que son symétrique de droite par rapport à la ligne de regard.

L'horizon rétinien est donc incliné *vers la droite.*

Et ce n'est pas là une inclinaison fictive, comme la torsion de Helmoltz, mais une inclinaison réelle ; si l'horizon rétinien était un plan de marbre et qu'on déposât en son centre (au centre optique) une bille, cette bille roulerait *vers la droite.*

L'horizon rétinien a donc tourné, lorsqu'on porte le regard en haut et à droite, *vers la droite* autour de la ligne du regard, par rapport à la position qu'il avait lorsqu'il était horizontal, l'œil étant dans la position primaire.

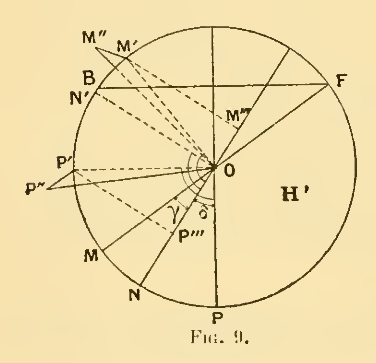


Fig. 9.

Menons (fig. 9) dans **H'**, par le point O, les droites OP', ON', OM' respectivement perpendiculaires à OP, ON et OM. ON' sera horizontale, OP' sera descendante à gauche[1] et OM' sera ascendante à gauche[2].

Si, par le point O, nous menons une horizontale OM'' perpendiculaire à OM, cette droite passera, à gauche, *au-dessous* du plan **H'**. Or, le plan passant par OM'' et OM est celui dont l'intersection avec la rétine au point M serait horizontale. On voit donc que **H'** a tourné par rapport à ce plan *dans le sens direct.*

Mais par contre, si, par le point O, nous menons une horizontale OP'' perpendiculaire à OP, cette horizontale passera, à gauche, *au-dessus* du plan **H'**. Or, le plan MOP'' passant par OP'' et par la

[1] Car, si de P' on abaisse P' P''' perpendiculaire sur ON, le point P''' sera au même niveau horizontal que P' et plus bas que O.

[2] Car, si on mène M' M''' perpendiculaire sur ON, M''' sera au même niveau que M' et plus haut que O.

ligne de regard OM est précisément le *plan de regard*. Il est donc bien vrai que **H'** a tourné par rapport au plan de regard *dans le sens indirect*.

Ainsi Helmoltz n'a pas tort lorsqu'il dit que l'horizon rétinien a tourné dans le sens indirect par rapport au plan de regard, mais il a choisi son plan de comparaison d'une manière bien fâcheuse puisqu'elle l'oblige à qualifier d'indirecte une rotation qui effectivement est directe, à dire en somme qu'un plan qui était horizontal a tourné vers la gauche de telle manière que, finalement, il est incliné à droite ! !

Helmoltz fait comme quelqu'un qui conviendrait de rapporter la position de la tête à la situation qu'elle aurait si on l'avait primitivement fait tourner sur le cou de 180° sens devant derrière. Quand vous tourneriez la tête de 30° vers la droite, ce quelqu'un dirait que vous l'avez tournée de 150° vers la gauche. Logiquement, il aurait raison, mais pratiquement, ce serait absurde.

L'horizon rétinien est donc incliné en arrière et à droite, quand on porte le regard en haut et à droite. Cette inclinaison, que nous appellerons ρ, ne nous est pas actuellement connue, mais elle peut-être calculée, car elle est la section droite d'un angle dièdre dont nous connaissons une section oblique, l'angle α. Mais la figure 8, p. 292 permet de le calculer plus simplement.

Si nous joignons BN, les deux triangles OCN et OBN sont égaux comme ayant le côté ON commun, les côtés $OC = OB$ et les angles $CON = BON$. L'angle ONB est donc égal à l'angle ONC et droit comme lui. BN et CN étant perpendiculaires à ON, intersection des plans **H** et **H'**, l'angle plan CNB mesure l'angle dièdre de ces deux plans. Or cet angle peut être calculé.

Mais il faut remarquer que, pour $\omega < 90°$ (et, dans la réalité, il en est toujours ainsi), CNB est obtus et l'angle dont a tourné le plan **H'** autour de OM est le supplément de CNB.

L'angle cherché ρ est donc $180 - CNB$.

Le calcul donne :

$$\cos \rho = 1 - \cos^2\varphi\,(1 - \cos\omega).[1]$$

Il n'est pas sans intérêt d'examiner les relations de l'horizon rétinien et du sagittal rétinien avec les angles α et β formés par l'intersection de ces plans avec le plan transversal.

[1] Voici le calcul (fig. 8) :

Le triangle CAB étant isocèle $BCA = 90 - \frac{\omega}{2}$, et l'on a :

$$\frac{BC}{\sin\omega} = \frac{AC}{\sin\left(90 - \frac{\omega}{2}\right)} = \frac{AC}{\cos\frac{\omega}{2}}$$

Et, comme $AC = tg\,\varphi$,

$$BC = \frac{tg\,\varphi \sin\omega}{\cos\frac{\omega}{2}} = \frac{2\,tg\,\varphi \sin\frac{\omega}{2}\cos\frac{\omega}{2}}{\cos\frac{\omega}{2}} = 2\,tg\,\varphi \sin\frac{\omega}{2}.$$

D'autre part, dans le triangle NCO, rectangle en N, et dont nous avons précédemment calculé l'angle CON et trouvé

$tg\,CON = \sin\varphi\,tg\frac{\omega}{2}$, on a :

$$CN = CO \sin CON = CO\frac{tg\,CON}{\sqrt{1 + tg^2\,CON}} = \frac{séc\,\varphi \sin\varphi\,tg\frac{\omega}{2}}{\sqrt{1 + \sin^2\varphi\,tg^2\frac{\omega}{2}}}$$

$$= tg\,\varphi\,tg\frac{\omega}{2}\sqrt{\frac{1}{1 + \sin^2\varphi\,tg^2\frac{\omega}{2}}}.$$

Comme $BN = CN$, nous connaissons les trois côtés du triangle BCN et pouvons appliquer la formule $tg\frac{A}{2} = \sqrt{\frac{(p-b)(p-c)}{p\,(p-a)}}$ qui, pour $b = c$, se réduit à $tg\frac{A}{2} = a\sqrt{\frac{1}{4\,b^2 - a^2}}$ et nous avons :

$$tg\frac{CNB}{2} = 2\,tg\,\varphi \sin\frac{\omega}{2}\sqrt{\frac{1}{\frac{4\,tg^2\varphi\,tg^2\frac{\omega}{2}}{1 + \sin^2\varphi\,tg^2\frac{\omega}{2}} - 4\,tg^2\varphi \sin^2\frac{\omega}{2}}}$$

$$= tg\,\varphi \sin\frac{\omega}{2}\sqrt{\frac{1 + \sin^2\varphi\,tg^2\frac{\omega}{2}}{tg^2\varphi\,tg^2\frac{\omega}{2} - tg^2\varphi \sin^2\frac{\omega}{2} - \sin^2\varphi\,tg^2\varphi \sin^2\frac{\omega}{2}\,tg^2\frac{\omega}{2}}}$$

$$= \sin\frac{\omega}{2}\sqrt{\frac{1 + \sin^2\varphi\,tg^2\frac{\omega}{2}}{tg^2\frac{\omega}{2} - \sin^2\frac{\omega}{2} - \sin^2\varphi \sin^2\frac{\omega}{2}\,tg^2\frac{\omega}{2}}}$$

$$= \cot\frac{\omega}{2}\,séc\,\varphi\sqrt{1 + \sin^2\varphi\,tg^2\frac{\omega}{2}}.$$

Soient (fig. 10) O le centre optique, **T** le plan transversal parallèle à la tenture sur laquelle se dessine l'image accidentelle de la croix, mais ramené au centre optique, ce qui, nous l'avons vu, ne change en rien la direction des intersections qui nous intéressent ; **H** et **S**, l'horizon rétinien et le sagittal rétinien passant par O, avant la rotation autour de l'axe OX : OS et OH sont les intersections de **S** et de **H** avec **T**, c'est-à-dire l'image de la croix dans la position primaire de l'œil.

Puisque $\rho = 180 - CNB$,

$$\frac{\rho}{2} = 90 - \frac{CNB}{2}$$

$$\text{et } tg\,\frac{\rho}{2} = cot\,\frac{CNB}{2} = \frac{1}{tg\,\frac{CNB}{2}} = \frac{tg\,\frac{\omega}{2}\,cos\,\varphi}{\sqrt{1 + sin^2\varphi\; tg^2\frac{\omega}{2}}}.$$

$$\text{Or } cos\,\rho = \frac{1 - tg^2\,\frac{\rho}{2}}{1 + tg^2\,\frac{\rho}{2}}$$

$$= \frac{1 - \dfrac{tg^2\frac{\omega}{2}\,cos^2\varphi}{1 + tg^2\frac{\omega}{2}\,sin^2\varphi}}{1 + \dfrac{tg^2\frac{\omega}{2}\,cos^2\varphi}{1 + tg^2\frac{\omega}{2}\,sin^2\varphi}}$$

$$= \frac{1 + tg^2\frac{\omega}{2}\,sin^2\varphi - tg^2\frac{\omega}{2}\,cos^2\varphi}{1 + tg^2\frac{\omega}{2}\,sin^2\varphi + tg^2\frac{\omega}{2}\,cos^2\varphi}$$

$$= \frac{1 - tg^2\frac{\omega}{2}\,(cos^2\varphi - sin^2\varphi)}{1 + tg^2\frac{\omega}{2}}$$

$$= \frac{1 - tg^2\frac{\omega}{2}\,cos\,2\varphi}{sec^2\frac{\omega}{2}}$$

$$= cos^2\frac{\omega}{2} - sin^2\frac{\omega}{2}\,cos\,2\varphi$$

$$= 1 - 2\,sin^2\frac{\omega}{2}\,cos^2\varphi$$

$$cos\,\rho = 1 - cos^2\varphi\,(1 - cos\,\omega)$$

Pour φ et $\omega = 45°$, cela donne :

$$cos\,\rho = 1 - \frac{1}{2}\left(1 - \sqrt{\frac{1}{2}}\right) = 0{,}85355\ ;\ \text{d'où } \rho = 31°24'.$$

avant la rotation. **H'** et **S'** sont l'horizon rétinien et le sagittal rétinien après la rotation. Leur intersection est OD, qui forme avec sa position initiale, représentée par une perpendiculaire à **T** au point O (perpendiculaire qui ne peut être figurée, puisque sa représentation se réduit à sa projection O sur le plan **T**), un angle ω égal à celui dont le système a tourné autour de OX. Les angles HOH' et SOS' sont nos angles α et β, que forment les branches de l'image accidentelle de la croix après la rotation avec l'horizontale et la verticale tracées dans le plan **T** à partir de leur point de croisement.

Traçons les plans **S''** et **H''** passant l'un et l'autre par la ligne de regard OD et, le premier par la verticale OS, le second par l'horizontale OH, tracées à partir de O, dans le plan **T**.

Ces plans occupent les positions qu'ont pris **H** et **S** en tournant autour de leurs intersections OH, OS avec **T**, quand la ligne de regard est venue de sa position initiale perpendiculaire à **T**, en OD. A partir des positions **H''** et **S''** l'horizon rétinien et le sagittal rétinien peuvent être considérés comme ayant tourné autour de la ligne de regard OD pour prendre leurs positions définitives **H'** et **S'**. Les angles α et β mesurent indirectement cette rotation fictive autour de la ligne de regard, car ils sont des sections obliques des angles dièdres correspondants. Mais on voit que la rotation a lieu en deux sens différents : elle est directe pour le sagittal rétinien (sens des aiguilles d'un cadran), indirecte pour l'horizon rétinien.

Et rien ne démontre mieux que cette rotation autour de la ligne de regard (prétendue torsion) est fictive que le fait qu'elle est de sens inverse pour deux plans invariablement liés l'un à l'autre et tournant ensemble autour d'un même axe.

Helmoltz, qui rapportait la pseudo-torsion de l'œil au plan de regard, déterminait celle-ci comme indirecte et concluait que l'angle α seul indiquait le sens de la torsion de l'œil. Nous au contraire, qui rapportons la rotation réelle de l'œil à sa situation dans la position initiale (primaire), nous constatons que c'est l'angle β qui indique le sens du mouvement.

Cette rotation autour de la ligne de regard, n'est mesurée qu'indirectement par l'angle β, puisque cet angle n'est qu'une section oblique de l'angle dièdre correspondant à cette rotation. La vraie mesure de cet angle dièdre est un angle σ =COB obtenu en faisant passer par le point O un plan perpendiculaire à OD, qui coupe S' suivant OB et **S**'' suivant OD. Le calcul de cet angle est sans grand intérêt puisqu'il ne s'agit là que d'un mouvement fictif, subjectif.

Par contre, l'angle α donne le sens d'inclinaison de l'horizon réti-

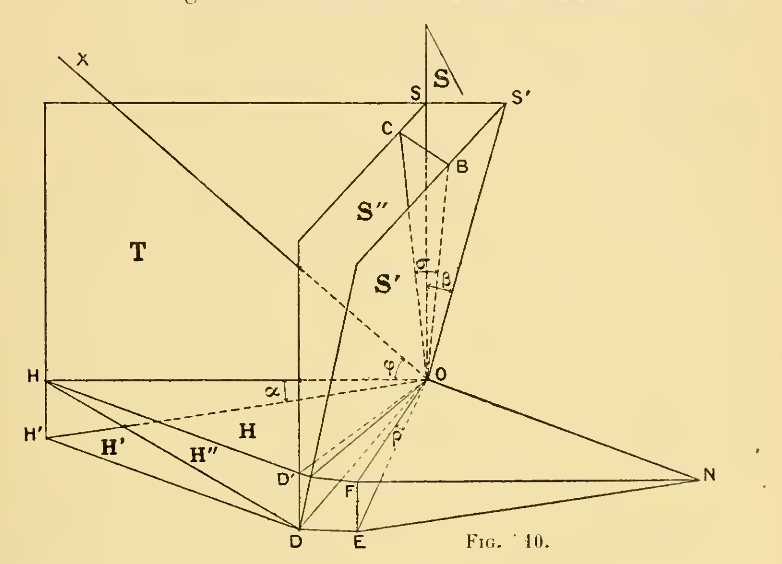


Fig. 10.

nien et la mesure indirecte de cette inclinaison, car il est une section oblique de l'angle dièdre formé par **H**' et un plan horizontal.

Nous avons montré plus haut que si DO (fig. 10) est la ligne de regard, l'horizontale passant par O dans **H**' formera avec DO un angle que nous avons calculé. Cet angle, du côté droit de la figure, sera obtus et l'horizontale en question sera dirigée suivant ON. L'angle d'inclinaison de l'horizon rétinien est l'angle dièdre formé par **H** (passant par OH et ON) et **H**' passant par ON et OH' et qui contient OD. Cet angle ρ a pour mesure la section droite FOE, obtenue par un plan perpendiculaire à ON en O et qui sera vertical puisque ON est horizontal.

Nous avons précédemment fait connaître sa valeur qui est

$$cos\ \rho = 1 - cos^2 \varphi\ (1 - cos\ \omega).$$

J'insiste à nouveau sur ce point que l'inclinaison réelle, objective, de l'horizon rétinien n'implique pas une torsion de l'œil autour de la ligne de regard, torsion qui aurait pour effet de contourner en hélice les fibres du nerf optique. C'est un simple effet de l'inclinaison que prend, sur une sphère tournant autour d'un de ses axes, un plan méridien de la sphère, oblique par rapport à l'axe.

Nous avons vu, en effet, dans tout ce qui précède, que les inclinaisons de l'horizon rétinien et du sagittal rétinien sont obtenues par rotation autour d'un axe perpendiculaire à la ligne de regard et n'ayant par conséquent qu'une projection nulle sur cette ligne.

En d'autres termes, ces inclinaisons peuvent être obtenues par l'action des muscles droits seuls, lesquels ne peuvent produire aucune torsion du nerf optique (en supposant ce nerf implanté au niveau de la fovea).

Dès lors, on peut se demander à quoi servent les muscles obliques dans l'orientation du regard, puisque une orientation quelconque peut être obtenue sans eux.

Nous avons vu que, dans la rotation de la tête, ils interviennent en imprimant au globe de l'œil une torsion (réelle, celle-là, objective), du globe de l'œil. Or, quand on veut regarder en haut et à droite, on ne tourne pas seulement la pupille dans la direction voulue : la tête fait une partie du chemin et s'incline en arrière et à gauche. Cette inclinaison vers la gauche s'accompagne, comme nous l'avons vu, d'une torsion vraie de l'œil vers la droite.

Supposons qu'il s'agisse de l'œil droit : cette torsion vers la droite est une torsion en dehors qui nécessite l'intervention du petit oblique, lequel est précisément celui qui, en outre de son action de torsion en dehors, a une action d'orientation en haut et à droite. Tout cela est donc admirablement réglé.

Les muscles droits supérieur et inférieur portant le pupille en haut et en dedans, la contraction combinée de ces muscles avec le droit

interne, fournit aisément toutes les orientations obliques en haut et en dedans. Pour les orientations obliques en dehors, au contraire l'angle des composantes est beaucoup plus ouvert et la résultante moins forte : d'où, la nécessité de muscles intermédiaires donnant à la pupille son orientation oblique en dehors, soit en dehors et en haut (petit oblique) soit en dehors et en bas (grand oblique).

Ces muscles produisent en même temps une torsion de l'œil effective qui aurait peut-être un inconvénient si la tête restait immobile. Mais comme la tête tourne en même temps que l'œil, cette torsion de l'œil devient nécessaire, comme corrélative de la rotation de la tête.

On pourrait croire que, pour être efficace, elle devrait être complète, c'est-à-dire que, l'œil étant entraîné en rotation à gauche quand on incline la tête à gauche, l'intervention de l'oblique devrait être suffisante pour rétablir l'œil dans la même position absolue que si la tête n'avait pas tourné. Il faut remarquer, en effet, que, par suite de cette rotation, les lignes géométriquement verticales sur la rétine ne sont plus morphologiquement verticales, en sorte qu'un objet vertical, donnant une image en coïncidence avec les lignes géométriquement verticales, devrait être vu oblique, puisque son image ferait un angle avec les verticales morphologiques de la rétine.

Mais cela n'est pas nécessaire. Une correction partielle suffit, moins à titre de correction que parce qu'elle s'accompagne d'un acte musculaire corrélatif de la correction à faire, actes s'accompagnant de phénomènes sensitifs inconscients (réflexes) qui permettent au sensorium de faire la correction, le redressement de l'image.

Tout cela va fort bien tant qu'on l'applique à l'œil droit regardant en haut et à droite, ou à l'œil gauche regardant en haut et à gauche.

Mais il n'en est plus de même pour les autres cas.

Quand l'on regarde en haut et à droite, l'œil gauche regarde en haut et en dedans. La rotation vers la droite que provoque l'inclinaison de la tête à gauche nécessite l'intervention du grand oblique,

lequel tend à porter la pupille en bas et en dehors, à l'opposé de l'orientation qu'elle doit prendre.

De même, quand on regarde en bas et à droite, la tête s'incline aussi à gauche (fort peu il est vrai); ce mouvement détermine une torsion de l'œil à droite, qui nécessite l'intervention du petit oblique pour l'œil droit, du grand oblique pour l'œil gauche : or ces muscles tendent à donner à la pupille une orientation différente de celle qu'elle réclame, en haut et à droite pour l'œil droit, en bas et à gauche pour l'œil gauche.

Il y a là des contradictions.

L'intervention des obliques est-elle réglée de manière à favoriser les mouvements les plus amples et les plus fréquents au détriment de ceux qui présentent un caractère inverse ? Une étude expérimentale s'impose ici.

Je la réserve pour un travail ultérieur.

III

CONCLUSIONS GÉNÉRALES

A. *Torsions de l'œil dans les rotations de l'orbite.*

Pour un même œil :

1° Pour chaque inclinaison donnée de l'orbite, les torsions correspondantes de l'œil ne sont pas indépendantes du sens de la rotation qui a amené l'orbite à l'inclinaison qu'il présente. C'est l'inverse de ce qui a lieu, d'après la loi de Donders, pour la position de l'œil par rapport à l'orbite dans les orientations diverses de la ligne de regard, l'orbite étant dans la position primaire.

2° Pour une même inclinaison de l'orbite, obtenue d'abord par rotation à droite puis par rotation à gauche, non seulement il y a une grande différence entre les torsions correspondantes de l'œil, mais ces torsions sont de sens inverse.

3° Au contraire il y a une certaine ressemblance entre les torsions

correspondant aux inclinaisons symétriques par rapport à la verticale, c'est-à-dire ayant une valeur angulaire égale de part et d'autre de la verticale.

4° L'allure générale de la variation de la torsion est la suivante. Quand l'orbite parcourt la circonférence entière, l'œil, au lieu de se laisser entraîner passivement dans le mouvement de l'orbite, suit d'abord ce mouvement avec un certain retard et par conséquent se tord autour de la ligne de regard, en sens inverse de la rotation de l'orbite (*torsion négative*).

A mesure que le mouvement de l'orbite se poursuit, cette torsion négative s'accentue, passe par un maximum qui atteint 15° à 20° ou même plus. puis diminue jusqu'à s'annuler. Puis, le mouvement continuant, la torsion de l'œil change de sens, et devient *positive*, c'est-à-dire de même sens que la rotation de l'orbite : l'œil prenant l'avance, en quelque sorte, sur le mouvement de l'orbite. Cette torsion positive s'accentue, passe par un maximum toujours moindre en valeur absolue que celui de la torsion négative (10 à 12° au plus), puis diminue pour retomber à zéro quand le tour est achevé. Le zéro intermédiaire ne coïncide pas avec le milieu du mouvement de rotation, c'est-à-dire avec le point 180° où la tête est en bas. Il en reste écarté de 10° à 60°.

5° Malgré la ressemblance générale indiquée au paragraphe 3 et définie au paragraphe 4, il y a des différences notables entre les courbes de torsion d'un même œil, selon que l'orbite tourne à droite ou à gauche. Cela s'explique par le fait que les torsions que l'on compare se font en dehors dans un cas, en dedans dans l'autre ou inversement, et par conséquent sous l'action de muscles différents.

6° Dans les rotations de l'orbite en dehors, le zéro inférieur des torsions correspondantes est au-delà du point 180° ; dans les rotations en dedans, il est en deçà et la différence va jusqu'à 70°. Les torsions négatives sont plus fortes et plus étendues le long de la courbe des abscisses dans la rotation en dehors que dans la rotation

en dedans ; les positives au contraire sont plus fortes et plus étendues dans celles-ci que dans celles-là.

Pour les deux yeux :

6° Si l'on compare les deux yeux on constate, ce qui est implicitement contenu dans les conclusions précédentes, que les courbes de torsion de l'œil droit et de l'œil gauche tournant du même côté (à droite ou à gauche) sont très différentes, tandis que les courbes de l'œil droit tournant à droite et de l'œil gauche tournant à gauche ou inversement ont une allure semblable : ce qui s'explique parce que l'une et l'autre sont alors des rotations en dehors ou des rotations en dedans, tandis que dans le premier cas les yeux, tournant du même côté par rapport aux directions cardinales de l'espace, tournaient morphologiquement en sens inverse.

7° Entre les courbes de torsion des yeux droit et gauche tournant l'un et l'autre en dedans ou l'un et l'autre en dehors, il reste des différences. Mais celles-ci sont contingentes et dépendent du coefficient individuel, variable, comme dans toutes les questions de physiologie, d'un individu à l'autre, et variable aussi, dans le cas actuel, d'un œil à l'autre chez le même individu.

B. *Torsion de l'œil dans les positions tertiaires, l'orbite restant dans la position primaire.*

Quand l'œil est dans une position tertiaire quelconque, l'orbite restant dans la position primaire, il ne se produit aucune *torsion réelle* de l'œil autour de son axe optique. Mais, par le fait de la rotation autour d'un axe oblique, l'horizon rétinien ne reste pas horizontal : il s'incline.

Cette inclinaison est telle que, si on la compare à la position initiale, l'œil doit être considéré comme ayant subi une *rotation*, mais *en sens inverse* de celle qui est indiquée par Helmoltz et admise dans les traités de physiologie, c'est-à-dire, dans le sens direct quand on regarde en haut et à droite ou en bas et à gauche, dans le sens indirect quand l'on regarde en haut et à gauche ou en bas et à droite, suivant le schéma ci-contre (fig. 11).

Le sens de rotation (prétendue torsion) indiqué par Helmoltz, provient de ce que ce physiologiste a comparé la direction de l'horizon rétinien à celle du plan du regard qui, au lieu d'être un repère fixe, tourne en même temps que l'horizon rétinien, autour d'un axe différent, mais dans le même sens et d'un angle plus grand; il provient aussi de ce qu'il caractérise l'inclinaison de l'horizon rétinien, non d'après sa ligne de plus grande pente, mais d'après son intersection avec un plan transversal (la tenture), intersection qui est inclinée en sens inverse de la ligne de plus grande pente. Il est ainsi amené à dire que l'horizon rétinien a tourné à droite quand, en réalité, il a tourné à gauche, et à gauche quand en réalité il a tourné à droite.

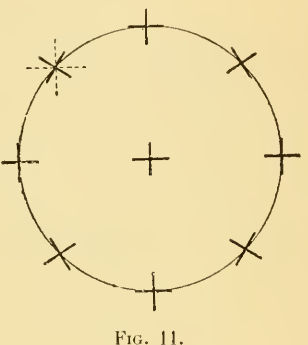


Fig. 11.

Le choix malheureux de ce terme de comparaison oblige à être absurde pour rester logique. C'est comme si l'on rapportait nos mouvements aux directions de la verticale aux antipodes : il faudrait dire alors : monter à la cave et descendre au grenier. Cela n'aurait dans ce cas d'autre inconvénient qu'un certain ridicule; mais il n'en est pas de même quand il s'agit de choses passablement compliquées, où le bon sens ne rectifie pas d'emblée les aberrations d'une convention malheureuse. La plupart des physiologistes ont cru, à la lecture du livre de Helmoltz, que l'œil subissait, pour passer de la position primaire à la position tertiaire, une *torsion* autour de son axe optique ; or il n'y a aucune *torsion* de ce genre, mais une simple inclinaison, et en sens inverse de la prétendue torsion de Helmoltz.

J'ai donné, non en fonction de l'angle ascentionnel et de l'angle latéral, mais en fonction de l'angle formé par l'axe de rotation avec l'horizontale et de l'angle de rotation autour de cet axe, les formules trigonométriques générales indiquant la valeur des angles d'inclinaison de l'horizon rétinien et du sagittal rétinien et des

angles que forment leur intersection avec un plan transversal, ces derniers étant ceux des branches de l'image accidentelle d'une croix dans l'expérience de Ruete.

LÉGENDE DES PLANCHES

LETTRES COMMUNES AUX CINQ PLANCHES VII A XI

1er Mode de représentation

B. Circonférence sur laquelle sont portées les rotations de l'orbite.
C. Circonférence sur laquelle sont portées les rotations de l'œil.

2e Mode de représentation

A. Circonférence des abscisses.
Dd. Courbe des torsions de l'œil droit dans les rotations à droite.
Ddm. Courbe moyenne supprimant les irrégularités de la courbe Dd.
Dg. Courbe des torsions de l'œil droit dans les rotations à gauche.
Dg'. Courbe symétrique de Dg par rapport à la ligne 0-180.
Dg'm. Courbe moyenne supprimant les irrégularités de la courbe Dg'.
Gd. Courbe des torsions de l'œil gauche dans les rotations à droite.
Gdm. Courbe moyenne supprimant les irrégularites de la courbe Gd.
Gg. Courbe des torsions de l'œil gauche dans les rotations à gauche.
Gg'. Courbe symétrique de Gg par rapport à la ligne 0-180.
Gg'm. Courbe moyenne supprimant les irrégularités de la courbe Gg'.
N. Courbe des rotations en dedans (nasales), moyenne des courbes Gdm et Dg'm.
T. Courbe des rotations en dehors (temporales), moyenne des courbes Ddm et Gg'm.

PLANCHE VII

Diagramme et courbe représentant la torsion de l'œil droit dans la rotation à droite.

PLANCHE VIII

Diagramme et courbe représentant la torsion de l'œil droit dans la rotation à gauche.

PLANCHE IX

Diagramme et courbe représentant la torsion de l'œil gauche dans la rotation à droite.

PLANCHE X

Diagramme et courbe representant la torsion de l'œil gauche dans la rotation à gauche.

PLANCHE XI

Courbes résumant les torsions de l'œil droit et de l'œil gauche dans les rotations à droite et gauche.

RECHERCHES

SUR LES MYRIAPODES DE CORSE

ET LEURS PARASITES

PAR

L. LÉGER ET O. DUBOSCQ

AVEC LA DESCRIPTION DES DIPLOPODES

PAR

H. W. BRÖLEMANN

Au mois d'avril 1902, nous avons visité la Corse et, durant douze jours, nous avons exploré le Cap Corse et toute la région desservie par le chemin de fer qui va de Bastia à Ajaccio. Nous avons récolté particulièrement les Myriapodes sur lesquels rien n'a été encore publié et, chemin faisant, nous avons examiné leurs parasites intestinaux. Le temps et les moyens dont nous disposions ne nous ont permis que des recherches hâtives et trop incomplètes pour nous autoriser à en déduire des conclusions précises. On ne trouvera donc ici que des documents provisoires que nous groupons de la façon suivante :

I. Liste des Myriapodes et de leurs parasites.

II. Chilopodes nouveaux.

III. Un segment monstrueux chez une *Schendyla vizzavonae.*

IV. Diplopodes nouveaux.

V. Grégarines nouvelles.

VI. *Adelea dimidiata coccidioides,* n. subsp. de Coccidie.

VII. Coup d'œil sur la faune de Corse.

Notre ami Henry Brölemann a bien voulu se charger de la détermination des Diplopodes, et le chapitre IV (Diplopodes nouveaux) est entièrement de lui.

Avant d'exposer les résultats de nos recherches, nous tenons à exprimer ici notre vive gratitude à l'Association Française pour l'avancement des Sciences, pour la subvention qu'elle nous a accordée. Nous n'aurions pu faire ce voyage sans son secours bienveillant. Nous adressons également tous nos remercîments à M. Alfred Fraissinet, directeur de la Compagnie de Navigation, qui a bien voulu témoigner de tout l'intérêt qu'il porte à la connaissance de la Corse, en nous facilitant notre traversée dans les conditions les plus confortables.

I

Liste des Myriapodes et de leurs parasites

1. *Lithobius impressus* C. K. (= *nudicornis* Gervais?)

Antennes, 48 articles. Hanches des forcipules : 6 + 7 dents. Couleur châtain avec les pattes ochracées. Long. 19 mm.

Vizzavona.

Parasites [1] ?

2. *Lithobius impressus corsicus* n. subsp.

(Décrit plus loin).

Ajaccio, Corte, Cap Corse.

Parasites ?

[1] Nous n'avons pu rechercher les parasites de toutes les espèces de Myriapodes et en particulier ceux d'un grand nombre de Lithobius dont la détermination immédiate est très difficile.

3. *Lithobius acuminatus* Bröl.

Antennes : 39 articles. Ocelles : 6, dont 2 gros en arrière et 2 très petits en avant. Long. 6 mm. 5.

Vizzavona.

Parasites ?

4. *Lithobius dentatus* C. K.?

♀ Antennes : 43 articles. Long. 10 mm.

Vizzavona.

Parasites ?

5. *Lithobius nigrifrons* Latzel et Haase.

Antennes : 36 articles. Long. 11 mm. 5.

Cap Corse, Bastia.

Parasites ?

6. *Lithobius borealis* Mein.

Antennes : 29-30 articles. Long. 9 mm.

Vizzavona, Corte.

Parasites ?

7. *Lithobius pilicornis hexodus* Bröl.

Antennes : 29-30 articles. Hanches des forcipules : 4 + 4 (rarement 3 + 3) dents. Long. 19 mm.

Ajaccio, Vizzavona.

Parasites : Pas de Grégarines. Une Coccidie à ookystes ovoïdes, dont le plasma renferme des cristaux, et que nous croyons pouvoir identifier à *Echinospora* (*Barrouxia*) *ventricosa* Léger.

8. *Lithobius castaneus* Newport.

Antennes : 30-31 articles. Long. 29 mm.

Vizzavona, Corte.

Parasites ?

9. *Lithobius calcaratus* C. K.?

♀ Antennes : 49 articles. Long. 11 mm.

Vizzavona.

Parasites ?

10. *Lithobius pusillus.* Latzel ?

Exemplaire en mauvais état. Long. 6 mm.

Vizzavona.

Parasites ?

11. *Lithobius Blanchardi* n. sp.

(Décrit plus loin).

Ajaccio.

Pas de parasites.

12. *Scolopendra oraniensis lusitanica* Verh.

Antennes : 17-18 articles. 5 à 9 derniers boucliers dorsaux rebordés. Femur : en dessous 8-12 épines internes et 11-14 épines externes; en dessus 6-13 épines externes. Protubérance fémorale longue à 2 épines terminales, parfois une seule (très rarement 3 épines correspondant à une protubérance courte). Couleur vert olive ou brun olive. Long. 46 mm.

Cap Corse, Bastia, Ajaccio.

Parasites : Deux Grégarines *Pterocephalus Giardi corsicum,* n. subsp. et *Actinocephalus striatus* n. sp. Une Coccidie : *Adelea dimidiata coccidioides* n. subsp.

13. *Cryptops anomolans lusitanus* Verh.

Avant-dernier bouclier ventral avec sillon cruciforme. Pattes anales : 12 épines au troisième article, 5 épines au quatrième article. Long. 26 mm.

Bastia, Vizzavona, Ajaccio.

Les Cryptops de Vizzavona ont l'intestin parasité par la Grégarine *Dactylophora robustus* Léger. Dans l'œsophage, champignons pareils à ceux qu'a décrits Balbiani chez *Cryptops hortensis* L.

14. *Himantarium Gabrielis* L.

Seulement des individus jeunes. 169-177 segments.

Ajaccio.

Parasites ?

15. *Himantarium Brölemanni* n. sp.

(Décrit plus loin).

Ciusco (Cap Corse).

Parasites ?

16. *Stigmatogaster gracilis* Mein.

♂ 93-97 p. pattes ; ♀ 95-105 p. pattes.

Ajaccio, Bastia, Vizzavona, Corte.

Les *Stigmatogaster* d'Ajaccio (le Salario) contenaient dans leur intestin de rares sporadins en forme de toupie, surmontés au pôle antérieur d'un plateau circulaire bordé d'un bourrelet saillant. Nous les rapportons avec quelque doute au *Rhopalonia geophili* Léger, fréquent dans les *Stigmatogaster gracilis* de Provence et dont les sporadins sont généralement de forme plus allongée.

17. *Dignathodon microcephalum* Lucas.

♂ 75-77 : ♀ 71-79 p. pattes.

Ajaccio, Corte, Bastia.

Pas de parasites. Il en est de même en France.

18. *Scotophilus bicarinatus* Mein.

♂ 71 ; ♀ 73 p. pattes.

Vizzavona, Cap Corse.

Parasites ?

19. *Chætechelyne vesuviana* Newp.

Deux formes : 1° Individus de petite taille (25 à 30 mm.); ♂ 63-67 (une fois 71) ; ♀ 67-69 p. pattes.

Bastia, Cap Corse, Ajaccio, Corte, (Région chaude).

2° Individus de grande taille (50 à 70 mm.); ♂ 75-77 (une fois 65) ; ♀ 77-79 p. pattes.

Corte, Vizzavona, (Région montagneuse).

Ces deux formes paraissent bien représenter la même espèce.

Sur plusieurs individus examinés, un seul (d'Ajaccio) était parasité par une Grégarine rencontrée seulement au stade de sporadin. Sous cette forme, la Grégarine est allongée et mesure 100 μ. Le deutomérite est, dans sa partie antérieure, plus large que le protomérite dont il atteint 5 ou 6 fois la longueur, puis il va en s'atténuant pour se terminer en pointe mousse. Ces caractères ne sont pas suffisants pour rapporter ces sporadins à un *Rhopalonia* plutôt qu'à un *Actinocephalus*.

20. *Chætechelyne montana* Mein.

♂ 53 p. pattes.

Vizzavona.

Parasites ?

21. *Schendyla vizzavonae* n. sp.

(Décrit plus loin).

Vizzavona.

Pas de parasites.

22. *Geophilus* (*Pachymerium*) *ferrugineus* C. K.

♂ 49-51 ; ♀ 49-51 p. pattes.

Bastia, Ajaccio.

Parasites ?

23. *Geophilus carpophagus* Leach.

Condyles des lames ventrales antérieures bien développés.

♂ 53-55 ; ♀ 57 p. pattes. Long. 62 mm.

Vizzavona.

Parasites ?

24. *Geophilus linearis* C. K.

♂ 63 ; ♀ 65-69 p. pattes.

Corte, Bastia. Cap Corse.

Parasites ?

25. *Geophilus pinguis*, Bröl.

♀ 45 p. pattes. Long. 17 mm.

Vizzavona.

Parasites ?

26. *Geophilus electricus Joyeuxi* n. subsp.

(Décrit plus loin).

Vizzavona.

Parasites ?

SCOLOPENDRELLIDES ET DIPLOPODES
(Déterminés par H. W. Brölemann).

27. *Scolopendrella immaculata* Newp.

Vizzavona.

Parasites ?

28. *Scolopendrella notacantha* Gervais.

Vizzavona.

Parasites ?

29. *Strongylosoma italicum* Latzel.

Bastia, Corte.

Tous les individus examinés étaient infestés par *Stenophora nematoides* n. sp.

30. *Polydesmus dispar* Silvestri.

Vizzavona, Corte.

L'intestin contient deux sortes de Grégarines : un *Stenophora* qui semble être *Stenophora iuli* Frantz. et un *Amphoroides*, sans doute *Amphoroides polydesmi* Léger.

31. *Brachydesmus superus* Latzel.

Ajaccio, Vizzavona, Corte, Bastia.

Parasité par *Stenophora Brölemanni* n. sp.

32. *Atractosoma* sp.?

2 ♀.

Vizzavona.

Parasites ?

33. *Ceratosoma Duboscqui* n. sp.

Vizzavona.

Parasites ?

34. *Craspedosoma Legeri* n. sp.

Vizzavona.

Parasites : *Stenophora corsica* n. sp. et *Stenophora iuli* Frantz.

35. *Lysiopetalum* sp.?

♀ et immatures. Paraît différent de *L. fœtidissimum*.

Bastia, Corte.

Parasites ?

36. *Blaniulus venustus* Mein.

Vizzavona.

Parasites ?

37. *Blaniulus* sp. ?

♀ immature.

Vizzavona.

Parasites ?

38. *Schizophyllum corsicum* n. sp.

Ariadne près Ajaccio.

Parasite : *Stenophora varians* n. sp.

39. *Pachyiulus varius* Fabricius.

Corte.

Parasite : *Stenophora iuli* Frantz.

40. *Brachyiulus pusillus lusitanus* Verh.

Vizzavona, Bastia, Corte.

Parasite : *Stenophora Brölemanni* n. sp.

41. *Iulus* sp.

♀.

Corte.

Parasites ?

42. *Iulus* (*Leptoiulus*) *chilopogon* (Latzel) Berlese.

Ajaccio, Bastia, Corte, Vizzavona.

Parasite : *Stenophora iuli*, Frantz.

43. *Iulus* (*Cylindroiulus*) *apenninorum segregatus* n. var.

Ajaccio, Bastia, Vizzavona.

Parasite : *Stenophora iuli* Frantz.

II

Chilopodes nouveaux

Lithobius (*Polybothrus*) *impressus corsicus* n. subsp.

Couleur des terga variant de l'ochracé livide au châtain.

Tête brun rouge avec la partie frontale plus claire. Sterna fauves. Dernières pattes de la couleur des boucliers dorsaux.

Long. 16-18 mm.

Corps à bords parallèles, les premiers segments étant presque aussi larges que la tête dont la largeur est la même que celle des boucliers médians.

Antennes : 48-52 articles, plus longues que la moitié de la longueur du corps $= \frac{10}{18}$.

De chaque côté : 11-13 ocelles.

Hanches des forcipules avec 6 + 6 ou 7 + 7 dents petites.

9e, 11e et 13e boucliers dorsaux avec les angles postérieurs aigus.

Pores coxaux en 2 ou 3 séries : 9, 12, 13, 7 (nombres moyens).



Fig. 1. — Fémur (14e paire) de *Lithobius impressus corsicus* n. subsp.

Armement inférieur de la 14e paire de pattes 0. 1. 3. 3. 1. Un calcar latéral à la hanche. Griffe terminale forte, pourvue d'une griffe accessoire.

Armement inférieur de la 15e paire : 0. 1. 3 (4). 2. 1. 1. Un calcar latéral. Griffe terminale forte, sans griffe accessoire. 15e paire longue comme la moitié du corps.

Fémur ♂ de la 14e paire renflé à sa partie distale interne, qui porte une touffe de poils fins et un calcar contourné en hameçon (fig. 1). Fémur de la 15e paire également renflé à sa partie distale qui porte aussi une touffe de poils fins, mais point de calcar.

Appendices génitaux ♂ peu développés, biarticulés.

Appendice génital ♀ avec un cuilleron fort, unilobé et 2 + 2 ou 2 + 3 calcars.

Ce *Lithobius* nous paraît bien caractérisé comme sous-espèce, d'autant plus que nous avons trouvé en Corse, à Vizzavona, le *Lithobius impressus* type. L'*impressus* type de Vizzavona avait comme armement inférieur des pattes anales 0. 1. 3. 2. 1. 1. qui est l'armement de *Lithobius impressus* d'Algérie (Nemours). En France, où l'espèce est plus petite, le 6e article est dépourvu de calcars : 0. 1. 3. 2. 1. 0. Mais nous ne considérons la réduction de l'armement marchant de pair avec la réduction de la taille, que comme une simple variation due à la latitude, tandis que le renflement des fémurs avec le curieux crochet en hameçon nous paraît avoir une valeur spécifique.

L. corsicus présente des affinités avec *Lithobius cæsar* Verh. de Corfou dont il ne diffère que par le crochet des fémurs du ♂ et l'armement des pattes anales. A notre sens, *Lithobius cæsar* Verh. n'est qu'une sous-espèce de *Lithobius impressus*.

Lithobius (Archilithobius) Blanchardi n. sp.

Couleur des terga brun sombre avec la tête d'un brun noirâtre comme la poix. Corps fusiforme ; la tête étant petite, subcirculaire et les boucliers antérieurs beaucoup moins larges que les boucliers médians $= \frac{3}{5}$.

Long. 12 mm.

Antennes plus courtes que la moitié du corps $= \frac{5}{12}$ avec 44-50 articles.

De chaque côté 8 à 10 ocelles.

Hanches des forcipules avec 2 + 2 dents.

9e, 11e boucliers dorsaux à angles postérieurs droits ; 13e subaigu.

Pores coxaux en une série 2. 3. 3. 3. ronds.

Armement inférieur de la 14e paire, 0. 1. 3 3. 1. Griffe terminale avec 2 griffes accessoires. Pas de calcar latéral à la hanche.

Armement inférieur de la 15e paire 0. 1. 3. 2. 0. Griffe terminale avec une griffe accessoire.

Pattes anales beaucoup plus courtes que la moitié de la longueur du corps $= \frac{9}{19}$. Pas de signes distinctifs du ♂.

Pattes génitales ♀ avec un fort cuilleron unilobé pourvu à la base d'une courte apophyse, et armées de 3 + 3 ou 4 + 4 calcars.

Affinités avec *Lithobius oligoporus* Latzel et *Lithobius ionicus* Silvestri.

Dédié à notre ami et compagnon d'excursion le Dr Louis Blanchard.

Himantarium Brölemanni n. sp.

Couleur fauve, avec le tiers antérieur plus pâle, les 5 premiers segments très pâles.

Antennes pâles ; dernier article avec l'extrémité brune.

Bouclier céphalique avec région frontale séparée par un léger sillon.

Boucliers dorsaux avec deux sillons presque invisibles sur les premiers boucliers.

Dernier bouclier dorsal carré, lisse en dessus, sans aucun sillon ; les bords latéraux portant de nombreux pores cerclés par une chitine brune.

Dernière lame ventrale extrêmement réduite par le développement excessif des pleurae posticae qui se touchent sur la ligne médiane.

Champ des pores ventraux elliptique, à grand axe transversal, présent sur tous les segments sauf le premier et le dernier.

Les 66 premières paires de pattes beaucoup plus trapues que les suivantes.

Pattes anales modérément longues ; 6 articles.

Largeur 2 mm. 5 ; Long. 145 mm.

♀ 141 p. pattes.

Ciusco (cap Corse).

Dédié à notre ami Henry Brölemann.

Geophilus electricus Joyeuxi n. subsp.

(Syn. p. p. ? *G. proximus* C. K. in Latzel et Meinert).

Syn. ? ? *G. gracilis* Mein.

Corps grêle, de couleur blanc jaunâtre. Tête et forcipules ochracées. Dessous des premiers segments jaune paille.

Long. ♂ 20 mm. Segments 49.

Tête moins longue que large $\frac{9}{10}$.

Antennes un peu plus longues que 4 fois la tête.

Labre avec la partie médiane saillante, portant 9-10 dents mousses, serrées et avec les parties latérales portant chacune 6 à 7 dents sétiformes.

Premières mâchoires avec appendices externes comme chez *G. electricus* type.

Forcipules avec griffe à bord interne lisse. Cul de sac poreux de la glande venimeuse en capitule.

Lames ventrales avec champ poreux bien limité : sur les 19 premiers segments, il est triangulaire ou réniforme avec 45 pores en moyenne ; sur tous les autres segments, il n'est plus représenté que par deux îlots de 5 à 6 pores.

Pleurae posticae avec 4 pores situés le long du bord latéral du dernier bouclier. Les trois pores antérieurs égaux et contigus. Le 4ᵉ pore est un peu plus gros et reculé.

Pores anaux gros, peu visibles.

Dernières pattes densément velues et trapues seulement, un peu plus longues que les pattes précédentes $\frac{10}{9}$. Ongle terminal fort.

Dédié au professeur Joyeux-Laffuie.

Schendyla vizzavonae n. sp.

Corps élancé, peu rétréci en avant, mais nettement effilé en arrière. relativement peu velu, de couleur blanc jaunâtre. Tête et

mandibules jaune brunâtre. Dessous des premiers segments jaune paille.

Long. ♀ 45 mm.

Antennes longues comme quatre fois et demie la tête.

Lame céphalique un peu plus longue que large :: $\frac{6}{5}$ avec échancrure antérieure interantennaire très peu prononcée.

Labre avec 40 à 45 dents sans partie médiane distincte. Toutefois les 20 à 25 dents médianes font saillie en tubercules mousses tandis que les dents extérieures sont effilées en soies.

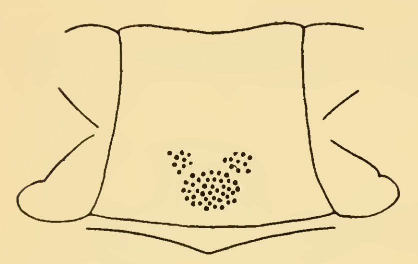


Fig. 2.— 10e Sternum de *Schendyla vizzavonæ* n. sp.

Premières mâchoires avec les petits appendices externes comme chez les *Geophilus*.

Deuxièmes mâchoires avec griffe forte à face interne évidée en cuilleron et pourvue de 3 ou 4 soies en peigne.

Forcipules fortes atteignant, quand elles sont fermées, le bord antérieur de la tête. Cul de sac poreux du canal de la glande venimeuse, en épi renflé et très allongé. Dent basale de la griffe peu développée. Bord interne des autres articles avec apophyse peu prononcée.

Premiers boucliers ventraux avec une impression médiane en fossette.

Pores ventraux présents du 2e au 14e ou 15e segment et distribués en 3 champs circulaires : Un champ impair postérieur de 25 à 35 pores et 2 champs placés en paire symétrique en avant du premier (fig. 2). Les champs pairs n'ont qu'une dizaine de pores plus petits. Au 2e segment, le champ impair n'a qu'une dizaine de pores ; les champs pairs chacun quatre pores. Au 3e segment, le champ impair a une vingtaine de pores : les champs pairs chacun 7 ou 8.

Première patte presque égale à la seconde.

Pattes anales longues, modérément grosses, avec les derniers articles cylindriques. Pas trace de griffe terminale.

♂ 49 p. pattes ; ♀ 45-51 p. pattes.

Forêt de Vizzavona. c. c. Corte.

III

Un segment monstrueux chez un « Schendyla vizzavonae ».

Parmi les nombreux *Schendyla vizzavonae* n. sp., que nous avons récoltés, nous avons trouvé un mâle de 49 segments, chez

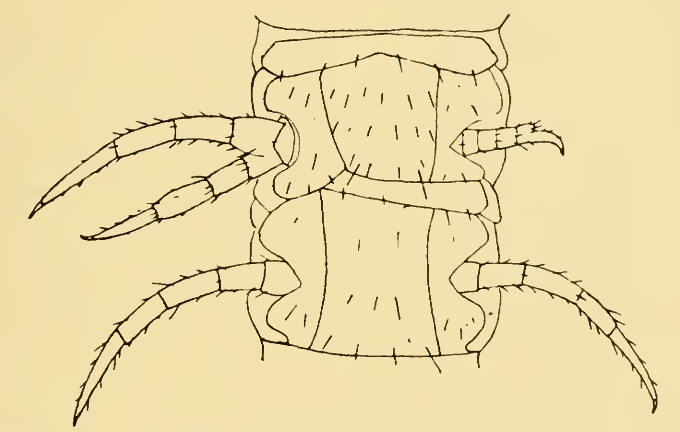


Fig. 3. — 40e et 41e segment d'un *Schendyla vizzavonae*.

lequel le 40e segment présentait un ensemble de curieuses anomalies.

Du côté dorsal, rien de notable autre qu'une légère asymétrie portant surtout sur le prætergum, qui est plus développé à gauche tandis que le tergum montre une atrophie compensatrice. Mais déjà, les pièces latérales supérieures qui paraissent normales à droite, sont atrophiées à gauche. On ne retrouve pas de ce côté le scutellum spiraculiferum et il n'y a pas trace de stigmate gauche.

La face ventrale et les pattes ont subi des modifications profondes (fig. 3).

Le sternum est rétréci en longueur comme en largeur et il a perdu sa symétrie par une atrophie du côté droit de toute sa région postérieure, atrophie qui entraîne l'obliquité du bord latéral. Cette asymétrie semble dépendre de l'hypertrophie de l'épisternum et de l'épimère droits, déterminée par une articulation volumineuse pour une patte double.

La patte double se compose d'un article basal commun, très large et très court, d'un second article bifurqué dans le plan normal des pattes, lequel est suivi de trois articles dans chacune des deux pattes de la furcation. De ces deux pattes, l'une antérieure a la direction des autres pattes du corps. Elle est bien nettement fonctionnelle et représente la véritable patte. Son léger raccourcissement n'est dû qu'à la brièveté de l'article basal commun. Au contraire la patte postérieure est placée symétriquement par rapport à la patte antérieure, Ainsi, tandis que l'axe d'une patte normale est un arc dont la flèche se dirige de bas en haut, d'arrière en avant et de dedans en dehors, l'axe de la patte postérieure est un arc dont la flèche se dirige de bas en haut, d'avant en arrière et de dehors en dedans. De plus, la patte postérieure a ses articles respectivement plus courts que ceux de la patte antérieure. Elle est donc la patte supplémentaire.

A gauche, l'épisternum et l'épimère paraissent normaux et l'atrophie ne porte que sur la partie supérieure de l'articulation et sur la patte. Cette patte gauche très courte a la raideur d'un membre inarticulé. Elle est cependant composée de 4 articles dont le dernier montre l'ébauche d'une bifurcation représentée par une apophyse basale obtuse et une partie allongée, exigüe, recourbée en arrière et terminée par une griffe.

Les diverses parties du segment (surtout le sternum et les pattes) sont recouvertes de poils plus nombreux et plus développés que sur les autres segments.

Le præsternum du 41ᵉ segment est atrophié du côté droit et vient buter contre l'épimère hypertrophié du 40ᵉ segment. En ses autres parties, le 41ᵉ segment est normal ainsi que le 39ᵉ segment.

Les formations doubles sont un des grands chapitres de la tératologie, et en ce qui concerne les appendices des Arthropodes, on en connait des exemples nombreux et variés chez les Crustacés et les Insectes. BATESON (1894), qui a recueilli avec soin tous ces matériaux, nous montre toutes les transitions depuis la simple furcation des griffes jusqu'au dédoublement des fémurs. Mais nous ne trouvons dans l'excellent travail de BATESON aucun renseignement sur les malformations des Myriapodes. Nous ne connaissons en effet chez ce groupe que deux cas comparables au nôtre, et ils ont été publiés après l'apparition du livre de BATESON,

Le premier cas a été décrit par SILVESTRI (1897) qui a rencontré un iulide *Rhicocricus anomalus* pourvu d'une patte triple. SILVESTRI s'est contenté de figurer l'anomalie, et, autant qu'on en peut juger, elle ne portait que sur la patte sans retentir en aucune façon sur le segment qui la portait ou sur la patte de l'autre côté. Ce cas n'est donc que la reproduction chez un *Myriapode* d'une anomalie bien connue chez les Insectes ou les Crustacés.

Le second cas est un cas d'appendices pairs surnuméraires, avec participation du segment à la trifurcation. Cette difformité bien curieuse a été décrite par BRÖLEMANN (1894). Dans un *Himantarium Gabrielis* L. le 134ᵉ segment normal dans sa moitié droite était subdivisé à gauche en trois segments secondaires portant chacun une patte. Pour rétablir l'équilibre rompu par cette malformation, le 139ᵉ segment présentait une anomalie semblable, mais en sens inverse, c'est-à-dire qu'il était normal à droite et subdivisé à gauche en trois segments secondaires. Le cas signalé par BRÖLEMANN est certainement dû à une malformation congénitale; on ne peut l'expliquer par une régénération anormale après blessure survenue durant la vie postembryonnaire.

La monstruosité que nous décrivons nous paraît également congé-

nitale. S'il ne s'agissait que d'expliquer la patte double du côté droit ou l'apophyse de la patte gauche, il serait plus naturel de rapporter ces anomalies à des cas de régénération après blessure durant la vie postembryonnaire. Gadeau de Kerville (1898) pense avec raison que les furcations tératologiques des Insectes doivent pouvoir s'expliquer de cette manière. Tornier, après ses belles études expérimentales sur les Vertébrés, a, pu en donner, pour ainsi dire, des preuves théoriques (1900). Mais dans notre *Schendyla*. nous avons une malformation de tout le segment. Il semble que c'est l'hypertrophie d'une articulation pourvue d'une patte double qui a retenti du côté opposé pour déterminer une atrophie portant non seulement sur la patte, mais sur des pièces comme le scutellum spiraculiferum, dont la disparition n'est explicable que par un arrêt de développement.

IV

Diplopodes nouveaux

par H. Brölemann

Craspedosoma Legeri n. sp.

Longueur environ 14 mm. ; largeur 1,50 mm. ; 30 segments ; 48-50 paires de pattes,

Coloration brun violacé uniforme, avec les pattes plus pâles. Téguments lisses et brillants sous la loupe ; sous le microscope le prozonite est nettement réticulé. alors que le métazonite ne présente pas de structure définie. Corps assez élancé. rétréci aux deux extrémités Antennes longues et grêles, atteignant le cinquième segment. 18 à 20 ocelles en triangle irrégulier à la base (4.4.4.3.2.1. — 5.5.4,3.2.1).

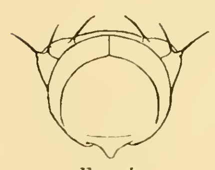


Fig. 4.

Les carènes sont plantées haut dans les

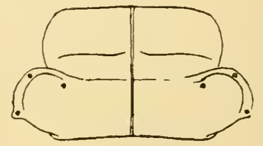


Fig. 5.

flancs (fig. 4), elles sont globuleuses, par suite le dos est médiocrement convexe; elles sont chassées vers l'avant (fig. 5) comme de coutume; le sillon marginal est très marqué. Les verrues piligères occupent leurs places usuelles; les soies sont assez longues et effilées.



Fig. 6.

Cette forme n'offre aucun détail extérieur de structure permettant de la caractériser et de la reconnaître avec certitude de ses congénères sans procéder à l'examen des organes de reproduction du mâle. C'est toujours aux pattes copulatrices qu'il faut recourir pour obtenir une détermination exacte.

Celles-ci se composent des deux paires de membres du septième somite. La paire antérieure (fig. 6, face antérieure et fig. 7 face postérieure) se compose d'une grande pièce (*a*) aussi haute que large profondément échancrée au sommet et formant deux lambeaux sur la face postérieure desquels s'insère une lame translucide, acuminée vers la pointe (*b*), cette lame résultant d'un pli latéral de la pièce principale. En arrière de ces pièces se trouvent deux grands peignes à larges dents aiguës (*c*=fig. 6 et 7) qui recouvrent en grande partie la face postérieure de l'appareil. De chaque côté se place un robuste fémoroïde (*fem*), dont le tronc est modelé; il pré-

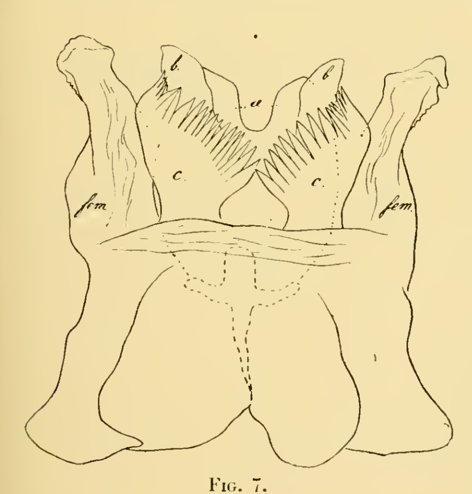


Fig. 7.

sente extérieurement une arête dentelée, et se termine en une pointe émoussée rabattue vers la base de l'organe; ce fémoroïde est soudé à la poche trachéenne (*pt.*)

La paire postérieure (fig. 8) est formée de deux paires de pièces. Les pièces de la paire interne (*e*=prolongement coxal?) sont soudées sur la moitié de leur longueur, puis divergent ensuite, formant un lambeau arrondi (*d*) rabattu vers la base et dont la surface présente une structure squameuse. Les pièces externes (*f*=fémoroïde?) sont indépendantes l'une de l'autre; elles sont graduellement rétrécies de la base vers la pointe, arquées vers l'intérieur et arrondies à l'extrémité; un peu au-delà de la moitié on remarque un bourrelet chitineux transversal (*g*) qui semble être un vestige de segmentation.



Fig. 8.

Les pattes postérieures du sixième somite et les pattes antérieures du huitième sont normales.

Corse : Vizzavona (avril 1902).

Cette espèce est dédiée à M. le professeur L. Léger, de la Faculté des Sciences de Grenoble. Elle paraît voisine du *Craspedosoma centrale* Silvestri (1898), dont la pièce latérale (fémoroïde) de la paire antérieure des pattes copulatrices présente une grande analogie avec la même pièce du *Cr. Legeri*. Par contre la pièce centrale du même organe paraît de forme différente et surtout on n'y voit pas trace des grandes lames pectinées si intéressantes dans notre espèce. Enfin les pattes copulatrices postérieures sont de construction bien diverse.

Ceratosoma? Duboscqui n. sp.

Longueur environ 6 mm.; diamètre 0,70 mm.; 30 segments; 48-50 paires de pattes.

Très petite espèce jaunâtre, pâle, avec les pattes plus claires.

Tête brillante, à vertex bien convexe, semé de nombreuses soies courtes, rigides. Antennes assez longues, médiocrement hirsutes chez la femelle, un peu plus hirsutes chez le mâle : articles 2, 3 et 5 longs, 4 et 6 courts, les deux derniers pris ensemble proportionnellement longs. Ocelles bien pigmentés, au nombre de 6 à 8, groupés sans ordre sur un champ irrégulier mais toujours restreint.

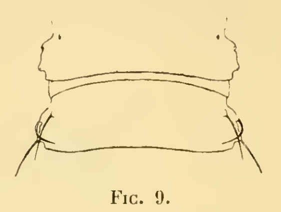


Fig. 9.

Premier écusson rétréci en angle aigu dans les côtés ; les trois verrues sétigères sont réunies dans les côtés sur une ligne presque droite rapprochée du bord antérieur de l'écusson, mais un peu divergente néanmoins. Les somites du tronc sont presque cylindriques ; ils ne sont que très faiblement boursouflés à mi-hauteur des flancs, où les deux verrues sétigères externes se rapprochent et se placent l'une en arrière de l'autre (fig. 9), constituant une sorte de carène horizontale. La troisième verrue est située au-dessus et à peu de distance de la verrue la plus voisine de la suture transversale. Les soies sont longues et effilées. La face dorsale est dépourvue de tout ornement, hormis le sillon dorsal caréné usuel. Les téguments des métazonites apparaissent lisses, ils sont en réalité de structure réticulée lorsqu'ils sont vus sous un grossissement suffisant. Les téguments des prozonites présentent une structure squameuse plus distincte.

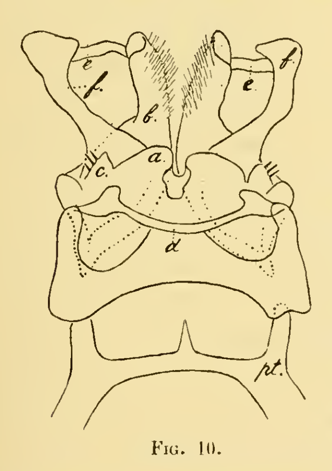


Fig. 10.

Chez le mâle, les hanches des pattes 4 à 7 sont surmontées d'une palmette arrondie, plus accentuée sur les 5e et 6e paires que sur les autres. Le fémur et le tibia sont garnis, sur leur face inférieure, de

soies courtes un peu crochues, subsériées; les autres articles ne portent que des soies usuelles droites, longues, effilées, (par conséquent pas de bosses ni d'appendices spéciaux).

Les organes de la reproduction sont constitués par les deux paires de membres du 7e somite. Les pattes copulatrices antérieures (fig. 10 et 11, P. A) sont composées d'une partie centrale large, offrant de chaque côté de la ligne médiane une protubérance arrondie (*a*, fig. 10) en arrière desquelles se dressent deux lames arquées vers l'arrière (*b.*, *Hœrner* des *Syncoxides*) et tordues à l'extrémité; la face antéro interne de ces pièces est vêtue de soies très déliées, souples et assez courtes. En dehors des protubérances arrondies, et leur faisant suite, se dresse une dent triangulaire (*c.*), dont le bord externe porte trois soies courtes. En avant de l'appareil, une bride étroite transversale (*d.*) représente probablement la lame ventrale. Entre les protubérances de la pièce centrale et ses lames soyeuses s'enchâssent des pièces (fémoroïdes, *f.*) latérales qui sont indépendantes des poches trachéennes; ces pièces sont également arquées en arrière. Leur tronc est modelé; leur extrémité est évidée, et de la concavité se détache horizontalement une tigelle (*e*,) grêle et longue, qui est coudée au deuxième tiers environ de sa longueur, la pointe revenant vers l'appareil. Il y a lieu de croire que cette tigelle renferme une rainure, qu'on peut suivre, quoique peu nettement, dans le tronc des pièces latérales.

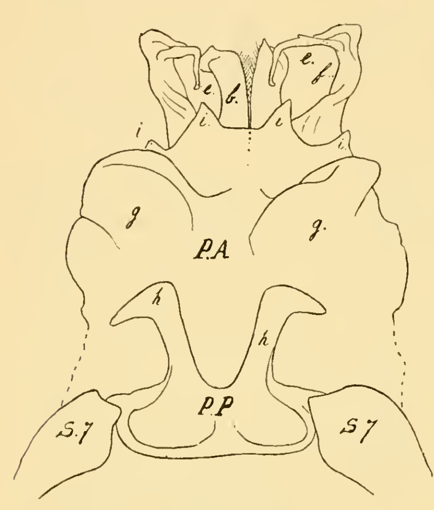


Fig. 11.

La première paire de pattes copulatrices est complétée sur la face postérieure par une crête armée de quatre dents triangu-

laires (*i.*) et par une paire d'expansions lamellaires translucides (*g.*)

La paire postérieure de pattes copulatrices (fig. 11, P. P.) est représentée par une lame ventrale un peu modifiée, surmontée de deux tigelles (*h.*) dépourvues de toute trace de segmentation; ces tigelles sont coudées extérieurement à angle droit avant l'extrémité, formant crochet.

Les pattes du 8e somite sont normales.

Corse; Vizzavona, (avril 1902).

Nous nous faisons un plaisir de dédier cette espèce à notre excellent ami, M. le Dr O. Duboscq, de la Faculté de Caen.

Schizophyllum corsicum n. sp.

♂ : longueur 19 mm.[1]; diamètre 1,30 mm.; 46 segments; 81 paires de pattes ; 2 segments apodes.

♀ : longueur 24 mm.; diamètre 2 mm.; 50 segments ; 91 paires de pattes ; 2 segments apodes.

D'une coloration qui rappelle celle de *Sch. sabulosum,* mais les deux bandes dorsales sont jaunâtres. enclavant une bande noire aussi étroite que l'une des bandes claires; celles-ci atteignent le dernier segment qui est brunâtre dans les côtés. Valves roussâtres. Pattes pâles. Métazonite très légèrement plus dilaté que les prozonites. Téguments très finement réticulés (sous le microscope).

Tête lisse et brillante, avec six fossettes piligères sur la lèvre ; sillon occipital peu marqué se terminant dans un très fin sillon qui relie les yeux. Antennes grêles, assez longues, atteignant le bord postérieur du troisième somite; peu hirsutes. Yeux en trapèze arrondi, composés d'ocelles bien distincts, au nombre de 36 environ en 6 rangées droites (7. 7. 7. 6. 5. 4.).

Premier segment à côtés rétrécis, à pointe tronquée ou arrondie, l'angle postérieur étant seul sensible et aussi ouvert que l'angle droit ; bord antérieur subéchancré au-dessous des yeux et finement

[1] Ces mesures sont celles des plus grands individus examinés, mais il est probable que cette espèce atteint de plus grandes dimensions.

rebordé jusqu'à l'angle postérieur ; le bord postérieur est marqué de rares stries courtes.

Sur les segments du tronc les stries longitudinales sont généralement droites, régulières, complètes ; elles sont étroites, peu profondes, médiocrement rapprochées ; le bord postérieur du somite n'est pas cannelé. La suture est bien marquée, un peu sinueuse à la hauteur du pore. Celui-ci est assez grand, situé en arrière et non loin de la suture avec laquelle il semble n'être jamais en contact, même sur le sixième somite. Le dernier somite est terminé par une pointe large, triangulaire, qui dépasse le niveau des valves, et qui est surmontée d'un petit crochet translucide (souvent brisé) ; sa surface est généralement plus ou moins rugueuse et ornée de soies. Valves assez saillantes, globuleuses, étroitement marginées, avec quelques soies en deux rangées sur la partie globuleuse et de nombreuses soies plus courtes sur le bourrelet marginal. Écaille ventrale large, à pointe arrondie, plantée de quelques soies.


Fig. 12.

Pattes courtes, presque glabres, excepté sur le dernier article.

Chez le mâle la joue présente une forte callosité arrondie au bord inférieur. Les pattes de la première paire sont transformées en crochets à courbure arrondie offrant un vestige de pointe au sommet de la courbure. Les pattes suivantes sont munies, sous les deux avant-derniers articles, de lames saillantes, très accentuées sur la deuxième paire et graduellement moins développées sur les suivantes.

Pattes copulatrices du type usuel. Paire antérieure (fig. 12 et 13, P. A) rappelant l'organe analogue du *Sch. albolineatum* de Lucas, c'est-à-dire à bords latéraux droits, subparallèles ou très faiblement convergents vers l'extrémité ; celle-ci est tronquée obliquement, l'angle externe seul étant prolongé en pointe arrondie. Sur la face postérieure on remarque un lambeau triangulaire apical, inséré dans un plan perpendiculaire à celui de l'organe ; et vers le centre un

champ translucide résultant de l'amincissement de la chitine. Le bord latéral interne est rabattu vers l'intérieur. — La paire postérieure (fig. 13) est divisée en deux lames ; la lame antérieure (*a*) est plus longue que l'autre, lancéolée à l'extrémité, faiblement infléchie vers l'avant. La lame postérieure est divisée en deux branches ; la branche externe (*e*) est robuste mais simple, graduellement rétrécie de la base à l'extrémité qui est coudée, formant un crochet très court, arrondi. La branche postérieure (*p*) est rétrécie depuis la base jusqu'à moitié de sa hauteur ; elle est tronquée, échancrée au sommet ; l'un des lobes (interne) contient la rainure séminale qui s'accompagne d'un stylet aigu. Sur l'arête antérieure, cette branche donne naissance à un rameau (*r*) très divergent, relié au tronc principal par une lamelle à franges délicates. [1]



Fig. 13.

Corse ; Ariadne près Ajaccio (avril 1902).

Affinités : cette nouvelle espèce se rapproche par sa coloration des *Sch. sabulosum* Lin. et *Sch. Cavannae* Berlese, mais elle ne présente pas d'analogies avec le premier dans la forme des pattes copulatrices. Par contre ces organes chez *Sch. corsicum,* rappellent ceux du *Sch. cavannae,* s'il faut en croire les dessins de Berlese, par la forme des P. C. postérieures et notamment par le rameau de la branche postérieure. On distingue toutefois le *Sch. corsicum* du *Sch. Cavannae* par la silhouette de la paire antérieure de P. C., qui est amincie à l'extrémité chez le premier alors qu'elle est épanouie chez le second.

[1] Dans la figure 10, *amp.* indique l'emplacement de l'ampoule séminale ouverte et *pta, ptp.* les poches trachéennes antérieure et postérieure.

Iulus (Cylindroiulus) apenninorum segregatus, n. var.

De mêmes dimensions et de même coloration que le type, mais sans aucun reflet soyeux. La sculpture des téguments (stries et strioles) est en général moins accusée ; notamment les stries longitudinales du métazonite sont plus espacées et plus fines. Les autres caractères externes du type se retrouvent d'ailleurs sur la variété.

Chez le mâle le tronc des mandibules est assez fortement développé inférieurement, mais arrondi, et sans protubérance distincte. — La première paire de pattes est transformée en crochets à courbure fortement anguleuse. — Les bourrelets de la face inférieure des tarses des pattes ambulatoires suivantes sont bien développés.

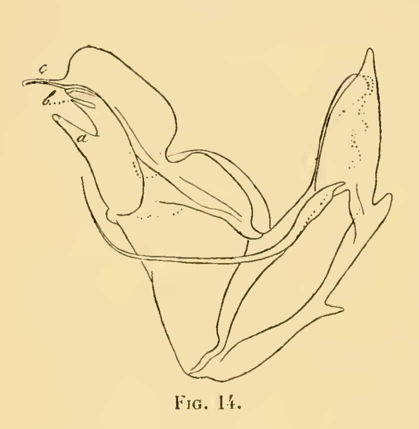


Fig. 14.

Dans les pattes copulatrices (fig. 14), la paire antérieure est terminée en pointe émoussée. — Les pattes postérieures sont conformées de même que chez le type avec cette différence que toutes les saillies terminales sont prolongées en pointes. Le talon forme un rostre aigu en arrière (*a*), surmonté d'une pointe (*b*), qui n'a pas son équivalent chez le type ; enfin l'ouverture de la rainure séminale s'accompagne d'une tigelle grêle (*c*), longue, légèrement dilatée et crochue à l'extrémité.

Cette espèce paraît commune en Corse : Ajaccio, Ariadne près Ajaccio, Bastia, Vizzavona (avril 1902).

V

Grégarines nouvelles

Pterocephalus Giardi corsicum n. subsp.

Le *Pterocephalus Giardi corsicum* (fig. 15) dont nous avons signalé la présence dans l'intestin moyen de *Scolopendra oraniensis lusitanica* Verh. présente de grandes analogies avec le *Pterocephalus Giardi* Léger, parasite de *Scolopendra oraniensis* type (= *Africana* Verh.) et décrit par l'un de nous dans un travail antérieur (**1899**) auquel nous renvoyons pour la description des caractères généraux de l'espèce. Nous nous bornerons à donner les caractères propres à la sous-espèce que nous appelons *Pterocephalus Giardi corsicum*.

Cette sous-espèce se distingue de *Pt. Giardi* type par la réduction de sa taille : longueur maximum, 2 mm. tandis que le type atteint jusqu'à 4 mm. Le deutomérite des formes adultes est à peine renflé dans sa région moyenne et se montre presque régulièrement cylindrique avec son extrémité postérieure brusquement atténuée en pointe mousse.

Comme chez les deux autres espèces de *Pterocephalus*, le protomérite montre un appareil de fixation secondaire, qui comprend comme parties essentielles : une cornicule antérieure *c* (fig. 15), de nombreux denticules *d* supportant de fines radicelles *r* qui s'insinuent entre les cellules épithéliales, et deux lobes postérieurs *lp*. Dans notre nouvelle sous-espèce, la cornicule est proportionnellement plus développée que dans les autres *Pterocephalus*, et presque égale, à elle seule, au reste du protomérite et moins régulièrement recourbée en crosse. Par contre, les lobes postérieurs sont plus courts que dans les autres espèces et représentés seulement par deux faibles saillies symétriques. Les denticules qui supportent les radicelles sont un peu plus grosses et plus longuement acuminées. Il semble en outre que l'en-

semble des téguments du protomérite soit moins résistant que chez les autres *Pterocephalus*, car ce segment se montre toujours plus ou moins déformé. Enfin, l'absence de grains de réserve réfringents rend ce protomérite si transparent qu'il devient difficile à distinguer à l'état frais, particularité que nous n'avons pas remarquée jusqu'ici chez les autres espèces.

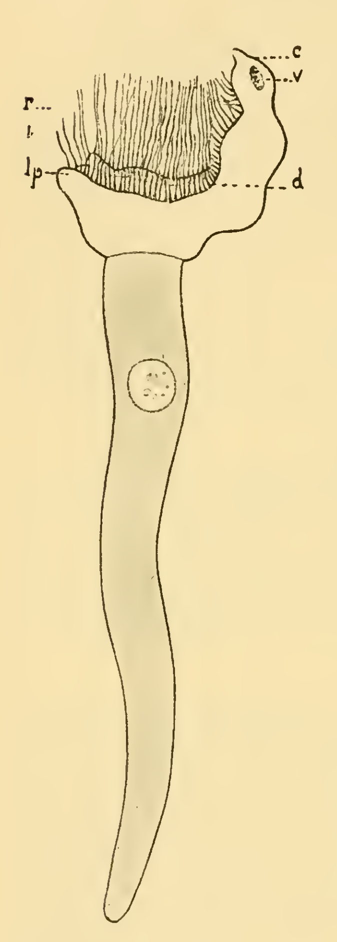


Fig. 15. — *Pterocephalus Giardi corsicum* Léger et Duboscq, avec son protomérite en demi-contraction. Gross : 200 d. environ. — (Les granulations entocytiques n'ont pas été représentées). *c*, cornicule ; *d*, denticules supportant les radicelles *r* ; *l.p*, lobes postérieurs ; *v*, vacuole pseudonucléaire.

Actinocephalus striatus n. sp.

Avec le *Pterocephalus* que nous venons de signaler et qui se rencontre souvent en grande quantité dans l'intestin des Scolopendres de Corse, nous avons parfois observé une autre Grégarine, bien plus petite, à symétrie axiale, dont les caractères morphologiques rappellent suffisamment ceux des *Actinocephalus* pour nous autoriser à la faire entrer dans ce genre.

Nous n'avons observé qu'au stade de céphalin ce parasite qui n'est pas commun. Les sporocystes nous sont inconnus.

Les céphalins mesurent de 30 à 35 μ de longueur. Leur forme générale (fig, 16) est cylindrique ou plutôt en massue, car le protomérite globuleux, de 8 μ de long environ est manifestement plus large que le deutomérite duquel il est séparé par un septum courbe à convexité tournée vers le sommet du protomérite. Le deutomé-

rite de 25 μ de long environ est à peu près cylindrique et s'accentue assez brusquement pour se terminer en pointe mousse.

L'épicyte de la Grégarine est marqué de stries longitudinales extrêmement apparentes et relativement espacées. Un noyau ovoïde à grand axe ordinairement perpendiculaire à celui du deutomérite est situé vers le milieu de la longueur de celui-ci dont il occupe presque toute la largeur. Enfin, au sommet du protomérite, fait saillie un petit bouton aplati, à bord régulièrement festonné, comme dentelé, au centre duquel s'élève un rostre mobile assez droit. C'est là l'épimérite qui, comme on le voit, présente de grandes analogies avec celui des *Actinocephalus*.

Fig. 16. — *Actinocephalus striatus* Léger et Duboscq. Gross : 1200 d. environ.

La petite Grégarine présente des mouvements de flexion et de déplacement qui sont très vifs.

Nous distinguerons, au moins pour le moment, sous le nom d'*Actinocephalus striatus* n. sp., cette Grégarine qui n'a encore jamais été signalée chez les Scolopendres et que nous avons retrouvée mais toujours seulement à ce stade jeune, dans la *Scolopendra cingulata* Newp, du littoral méditerranéen français (Provence). Nous avons aussi rencontré une Grégarine du même genre dans des *Cryptops sp.* ? recueillis en Provence.

Stenophora nematoïdes n. sp.

Stenophora (= *Stenocephalus*) *nematoïdes* n. sp. est une Grégarine que nous avons observée d'une façon constante dans l'intestin de *Strongylosoma italicum* Latzel, des environs de Bastia.

Les Grégarines restent longtemps fixées à l'épithélium, car on trouve très communément des céphalins de grande taille. A ce stade, la Grégarine est cylindrique, très allongée, et son aspect rappelle celui d'un Nématode. Souvent, elle est incurvée (*1* fig. 17), parfois elle est rectiligne, plus rarement, elle est contournée en S. Ces différentes formes se montrent très peu mobiles.

Le protomérite *p* est court, cylindrique, un peu moins large au sommet qu'à la base et surmonté d'une expansion hyaline *e* tantôt globuleuse, tantôt aplatie ou déprimée en une ventouse, au moyen de laquelle le parasite se fixe à l'épithélium. Immédiatement au-dessous de cet épimérite, le cytoplasma du protomérite est rempli de petits grains chromatoïdes qui se colorent plus vivement que la chromatine même du noyau. On retrouve également de tels grains chromatoïdes épars dans le reste du corps, mais ils sont beaucoup plus petits et beaucoup plus espacés.

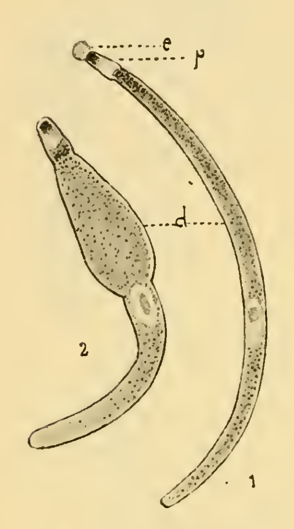


Fig. 17. — *Stenophora nematoïdes.* Léger et Duboscq. Gross : 400 d. environ. — 1. Céphalin némaloïde : *e*, épimérite ; *p*, protomérite ; *d*, deutomérite. — 2. Sporadin à deutomérite renflé dans sa partie antérieure.

Le septum n'est pas individualisé ; il est seulement indiqué par une plage mince de cytoplasma clair et par la limite des granulations nombreuses et plus foncées du deutomérite. A ce niveau, correspond extérieurement une petite constriction annulaire indiquant le commencement du deutomérite dont le diamètre est souvent un peu plus faible que celui du protomérite.

Le deutomérite *d* cylindrique, environ 15 fois plus long que le protomérite, se termine par une extrémité tronquée largement arrondie. Vers son milieu ou son tiers postérieur, se voit le noyau ovoïde, allongé suivant le grand axe du corps et remplissant à peu près toute la largeur. La membrane nucléaire, à peine indiquée, renferme un suc clair avec un gros karyosome massif se colorant très faiblement.

Les grands céphalins qui mesurent environ 170 μ de long n'ont que 7 μ de large ; leur protomérite atteint seulement une longueur de 10 à 11 μ.

Lorsque la Grégarine a grandi jusqu'à atteindre 250 à 300 μ de

long, elle perd peu à peu son aspect nématoïde. Son deutomérite se renfle en fuseau surtout dans sa moitié antérieure tandis que la partie postérieure reste plus étroite et renferme ordinairement le noyau (2, fig. 17).

Bien que nous ne connaissions pas l'évolution complète de cette Grégarine, nous avons la conviction qu'il s'agit d'une espèce voisine du *Stenophora iuli*, car à part la forme générale nématoïde qui est ici très caractéristique de l'espèce, toutes les autres particularités structurales (forme du protomérite, caractère du noyau, présence de grains chromatoïdes accumulés surtout dans le protomérite, etc.) se retrouvent aussi chez les autres espèces du genre *Stenophora*, lequel d'ailleurs est spécial aux Diplopodes.

Stenophora varians n. sp.

Stenophora varians est une Grégarine voisine, par ses caractères morphologiques, de *Stenophora* (= *Stenocephalus*) *iuli* connu depuis longtemps dans les Iules d'Europe ; c'est pourquoi nous l'avons fait rentrer dans ce genre, bien que nous n'ayons pas observé les sporocystes.

Stenophora varians se rencontre d'une façon à peu près constante et souvent en grand nombre dans l'intestin de *Schizophyllum corsicum* Bröl., des environs d'Ajaccio. Il revêt dans le même hôte deux formes différentes : une forme allongée et une forme globuleuse.

Les Formes allongées sont, de très bonne heure, libres dans l'intestin où l'on observe des sporadins dont les plus petits ne dépassent guère 25 à 30 μ. Leur forme générale est cylindrique ou faiblement comprimée, légèrement atténuée aux deux extrémités.

Le protomérite est cylindro-conique et relativement plus long que dans le *Stenophora iuli*. Le sommet du protomérite est creusé d'une légère dépression circulaire, en entonnoir, en relation avec un court canal qui s'élargit et semble se perdre dans les granulations de l'entocyte très fines et fortement colorées en cette région (fig. 18, 19).

Au niveau du septum qui est ici bien différencié, se montre extérieurement une constriction au-dessous de laquelle commence le deutomérite un peu plus large que le protomérite.

Le deutomérite, dans les exemplaires de moyenne taille, atteint 6 à 7 fois la longueur du protomérite. Il est régulièrement cylindrique chez les formes jeunes; mais chez les formes plus grosses, il devient renflé, ventru, surtout dans sa région moyenne. Postérieurement, il est tronqué à angle droit, ou bien il se termine par une surface légèrement bombée.

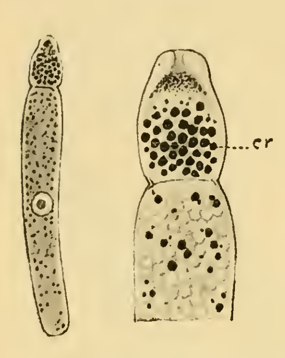


Fig. 18. — *Stenophora varians* Léger et Duboscq. Forme allongée au stade de sporadin.
Gross : 400 d. environ.
Fig. 19. — *Stenophora varians* Léger et Duboscq. Protomérite et partie antérieure du deutomérite. Gross: 1000 d. — *cr*, grains chromatoïdes.

Le noyau est sphérique, situé tantôt à une faible distance au-dessous du septum, tantôt vers le milieu du deutomérite ou un peu plus loin ; sa paroi mince, faiblement chromatique, renferme un suc nucléaire clair avec un gros nucléole sphérique, d'apparence homogène se colorant faiblement.

Dans l'entocyte, outre les granulations normales, se voient, en nombre variable, de petits grains chromatoïdes qui prennent les colorants nucléaires avec une très grande intensité. Ils sont si nombreux dans le protomérite que ce segment se colore plus vivement que le noyau. Mais on les trouve aussi épars dans le deutomérite où ils sont plus petits et d'autant plus rares que la Grégarine est plus grosse.

Les formes allongées peuvent atteindre une grande taille : nous en avons observé de 250 μ de longueur.

Les formes globuleuses sont plus rares que les formes allongées mais coexistent presque toujours avec elles. En général, leur taille est aussi beaucoup plus faible, 35 à 40 μ au maximum. Elles sont caractérisées par un deutomérite globuleux, presque sphérique, surmonté d'un protomérite cylindro-conique plus court que celui des formes

allongées. Après l'action des colorants chromatiques, elles montrent comme ces dernières des granulations chromatoïdes nombreuses dans le protomérite et beaucoup plus rares dans le deutomérite. En outre, tout l'entocyte de la Grégarine se colore d'une façon beaucoup plus intense et plus massive que celui des formes allongées. Les plus petites de ces formes globuleuses montrent encore leur rostre tactile (fig. 20) à la partie antérieure du protomérite. Les autres en sont dépourvues et parfois le protomérite se trouve invaginé dans le deutomérite.

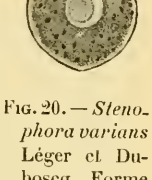


Fig. 20. — *Stenophora varians* Léger et Duboscq. Forme globuleuse montrant le rostre tactile au sommet du protomérite. Gross : 400 d.

Au sujet de l'interprétation de ces deux formes de *Stenophora* dans un même hôte, on peut émettre plusieurs hypothèses : Ou bien la forme globuleuse, en raison de sa petite taille représente un stade très jeune de la Grégarine ; ou elle représente une espèce distincte de la Forme allongée ; ou bien enfin il s'agit d'un dimorphisme sexuel dans des individus d'une seule et même espèce. Nous nous rattachons d'autant plus volontiers à cette dernière hypothèse que l'on observe assez souvent de jeunes formes allongées de volume bien inférieur à celui des formes globuleuses.

Stenophora Brölemanni n. sp.

Stenophora Brölemanni n. sp. est un parasite commun, mais inédit, de l'intestin des *Blaniulus hirsutus* Brölemann, de Provence (Cavalière, massif des Maures). Nous croyons devoir rapporter à cette espèce de petits *Stenophora* rencontrés dans deux Diplopodes de Corse, *Brachydesmus superus* Latzel et *Brachyiulus pusillus lusitanus* Verh. Nous ne signalons ici que les particularités les plus remarquables de cette espèce que nous décrirons ultérieurement d'une façon plus détaillée.

Stenophora Brölemanni n. sp. est une petite Grégarine de 40 à 54 μ de long, non plus à symétrie axiale comme la plupart de ces parasites, mais comprimée latéralement, surtout dans la région anté-

rieure et moyenne. Les relations de cette Grégarine avec la paroi intestinale de son hôte sont très particulières. Tandis que presque toutes les Grégarines intestinales des Trachéates se développent en dehors de l'épithélium, *Stenophora Brölemanni* est enfoncée complètement dans la muqueuse intestinale. Des coupes transversales de l'intestin d'un *Blaniulus* infesté montrent ainsi les parasites, de longueur égale ou à peine supérieure à celle des cellules, intercalés parmi elles et s'appuyant directement sur la basale, de telle sorte que l'épithélium semble constitué par deux sortes d'éléments : les cellules normales et les parasites.

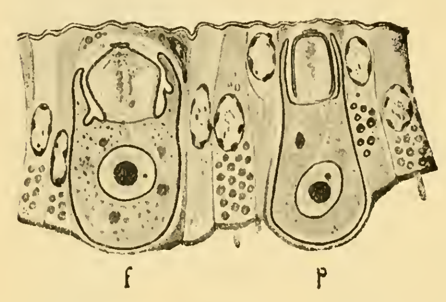


Fig. 21. — Coupe transversale de l'intestin de *Blaniulus hirsutus* Brölemann montrant deux *Stenophora Brölemanni* Léger et Duboscq dont l'un *f* est vu de face et l'autre *p* est vu de profil ; on voit en outre deux gouttelettes de sécrétion intestinale s'échappant du plateau des cellules épithéliales.
Gross : 800 d.

Nous ne savons pas encore exactement de quelle façon les Grégarines viennent prendre rang dans l'épithélium pour ainsi dire au même titre que les cellules, car jusqu'ici nous n'avons pas rencontré de stades très jeunes.

La figure 21 montre la façon dont se présentent les Grégarines dans les coupes transversales de l'intestin. En raison de leur taille, les parasites compriment fortement les cellules voisines et, comme leur volume est devenu déjà beaucoup plus grand que celui d'une cellule, il est très difficile de dire si le parasite était primitivement intercellulaire ou intracellulaire. On peut pencher pour la deuxième hypothèse, car on voit parfois, sur les côtés de la Grégarine, un noyau comprimé et atrophié qui serait celui de la cellule-hôte. En outre, la partie postérieure du deutomérite, qui fait légèrement saillie du côté de la lumière intestinale, est souvent recouverte d'une couche mince qui peut être interprétée comme débris du plateau cel-

lulaire. Nous avons d'ailleurs signalé (**1900**), chez un autre Diplopode, le *Polyxenus lagurus* de Geer, une Grégarine intraépithéliale.

Certains individus, sans doute les plus âgés, sont presque sphériques et logés dans une cavité plus grande qu'eux, qu'ils ont creusée dans l'épithélium, en refoulant ou détruisant les cellules voisines. L'un de nous a observé un fait analogue dans l'épithélium intestinal des Pinnothères parasité par *Aggregata cœlomica* Léger.

Le plus souvent, le protomérite est invaginé dans la partie supérieure du deutomérite qui forme autour de lui une gaine dévaginable qu'on peut comparer à celle que le prépuce forme autour du gland (fig. 21). Quand l'animal quitte l'épithélium, le protomérite, très mobile, conserve son invaginabilité.



FIG. 22. — Détail de la partie antérieure du protomérite de *Stenophora Brolemanni* Léger et Duboscq.
Gross : 1250 d.

PROTOMÉRITE. — Le protomérite a la forme d'un bondon comprimé, ce qui lui donne, de face et de profil, l'aspect représenté par la figure 21 *f* et *p*. A son sommet, une légère saillie circulaire borde une petite dépression, du centre de laquelle s'élève un court mucron qui correspond peut-être à un épimérite protractile, en relation avec des fibrilles radiées (fig. 22). De cette sorte de ventouse, part un petit canal sinueux, entouré d'une zône plus granuleuse qui traverse le septum et pénètre dans le deutomérite où il continue son trajet ; on le voit contourner le noyau, puis il est difficile à suivre et paraît en relation avec des vacuoles entocytiques dans lesquelles s'observent parfois de petites masses colorables (v. fig. 21). C'est une structure qui rappelle ce que l'un de nous (**1901**) a décrit chez *Aggregata cœlomica* Léger.

DEUTOMÉRITE. — Sur les formes vues de profil, le deutomérite est manifestement plus large à sa partie postérieure que dans sa portion antérieure. C'est que l'animal est surtout comprimé dans sa partie antérieure et moyenne, puisque la partie postérieure du deutomérite arrive à dépasser la limite supérieure des cellules qui l'étreignent. L'entocyte du deutomérite est finement granuleux et montre, outre

les inclusions chromatoïdes, des inclusions graisseuses qui sont constantes. Vers son milieu se voit le noyau sphérique ou légèrement ovoïde. Sa membrane très épaisse et fortement colorable, enveloppe un suc nucléaire très clair et un gros karyosome accompagné parfois d'un plus petit. Enfin toute la Grégarine est protégée par un épicyte épais à fortes stries longitudinales.

En résumé, *Stenophora Brölemanni*, n. sp. est surtout caractérisé par sa forme comprimée si spéciale, par l'invaginabilité de son protomérite et par sa situation dans la muqueuse intestinale.

VI

Adelea dimidiata coccidioïdes, n. subsp.

Coccidie parasite de *Scolopendra oraniensis lusitanica* Verh

Adelea dimidiata coccidioïdes est une Coccidie qui présente les plus grandes analogies avec *Adelea dimidiata* Schneider, parasite de *Scolopendra cingulata* Newp. On sait que cette dernière Coccidie a été signalée pour la première fois par A. Schneider (**1885**) qui en fit connaître les ookystes. L'un de nous (**1898**), l'ayant retrouvée dans *Scolopendra cingulata* Newp. et dans *Sc. subspinipes* Leach, a décrit la reproduction schizogonique et observé sur le vivant les phénomènes de la fécondation.

Comme nous avons suivi en détail l'évolution de l'*Adelea dimidiata coccidioïdes* dans les Scolopendres de Corse, nous la décrirons ici bien qu'elle s'effectue dans ses grandes lignes suivant le mode décrit d'abord par Siedlecki (**1899**) chez *Adelea ovata* Schn, puis par Perez (**1903**) chez *Adelea Mesnili* Perez.

Schizogonie. — Les sporozoïtes renfermés par deux dans les sporocystes sphériques sont de forme trapue et tout-à-fait semblables à ceux de *A. dimidiata*, Schn., décrits par l'un de nous (**1898**).

Ils pénètrent dans les cellules épithéliales de l'intestin moyen de la Scolopendre et s'arrêtent entre le noyau et le plateau. Là, ils se transforment en de grands schizontes qui se divisent suivant le procédé connu en de nombreux mérozoïtes de forme allongée mesurant de 16 à 20 μ de long. Ces mérozoïtes montrent un noyau allongé, situé vers le milieu de leur longueur et dans lequel la chromatine est disposée en un réseau serré (1, fig. 23).

Après un certain nombre de générations schizogoniques commencent les phénomènes sexuels. A cet effet, certains mérozoïtes plus trapus et s'enfonçant plus profondément dans l'épithélium que les schizontes ordinaires, vont donner naissance aux microgamétocytes, tandis que d'autres moins profondément situés vont grossir sans se diviser et se transformer ainsi en macrogamètes.

Formation des microgamétocytes. — Le mérozoïte qui va donner naissance aux microgamétocytes est de forme ovoïde, plus court que les mérozoïtes ordinaires. Enfoncé profondément dans une cellule épithéliale, il grossit en prenant une forme massive, d'abord ovoïde et bientôt presque sphérique. Son cytoplasma reste clair avec quelques rares petits grains chromatoïdes ; son noyau est sphérique avec la chromatine en fins grains répandus dans le suc plus clair. Lorsque le parasite a atteint un diamètre de 10 à 12 μ, il donne naissance à un petit nombre (6 à 10) de corps en croissant, qui sont courts et mesurent de 9 à 10 μ de longueur environ. Chacun d'eux deviendra un microgamétocyte (3, fig. 23).

Ces microgamétocytes ont un gros noyau ovoïde de 4 μ à 4,5 μ de long, plus rapproché d'un pôle que de l'autre et remplissant toute la largeur du corps. Le noyau montre un suc nucléaire, fortement coloré, à l'intérieur duquel est un réseau chromatique assez dense. Le cytoplasma, très clair, présente seulement quelques rares et fines granulations chromatoïdes.

Libres dans le contenu intestinal, les microgamétocytes grossissent encore quelque peu sans modifier leur forme de croissant trapu (4 fig. 23) après quoi on les trouve accolés aux macrogamètes.

Cet accolement est très précoce, car des macrogamètes très jeunes, à peine plus longs qu'un mérozoïte et seulement un peu plus renflés, sont déjà flanqués de leur microgamétocyte. Lequel des deux, du microgamétocyte ou du microgamète, s'installe le premier dans une cellule? il est difficile de le dire. Cependant nous avons vu une fois un jeune macrogamète récemment installé dans une cellule où se trouvait déjà plus profondément un microgamétocyte, nous inclinons à croire que ce sont les jeunes macrogamètes qui recherchent les microgamétocytes. D'ailleurs la position respective de ces éléments, qui est telle que le microgamétocyte se trouve toujours accolé à la région antérieure du macrogamète, paraît bien montrer que ce dernier a pénétré dans la cellule postérieurement au premier.

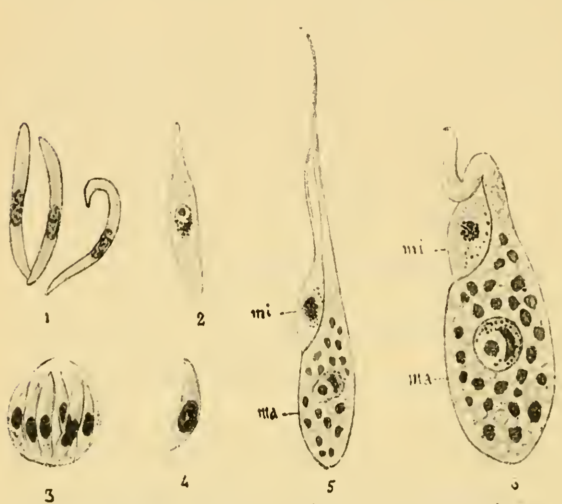


Fig. 23. — *Adelea dimidiata coccidioïdes* Léger et Duboscq. Gross : 1000 d. environ. — 1. Mérozoïtes. — 2. Jeune macrogamète. — 3. Schizonte mâle. — 4. Jeune microgamétocyte. — 5. Macrogamète intraépithélial flanqué d'un microgamétocyte ; tous deux montrent leur prolongement en forme de trompe. — 6. Le même couple vers la fin de la croissance : la trompe s'est atrophiée, *mi*, microgamétocyte ; *ma*, macrogamète ; *cr*, inclusions chromatoïdes.

Développement des macrogamètes et des microgamètes. — Après avoir pénétré dans une cellule, le mérozoïte qui va se transformer en macrogamète conserve sa forme allongée et commence à grossir. Cet accroissement est surtout manifeste dans la portion tournée vers le plateau de la cellule. A l'autre extrémité, au contraire, le parasite est rétréci en une sorte de bec (2, fig. 23) qui s'allonge de plus en plus en cheminant dans l'intérieur de la cellule, jusqu'à venir atteindre la

basale. Un prolongement semblable mais moins développé se voit également, au début, chez le microgamétocyte. Ne serait-ce pas là, non seulement un appareil de fixation, mais aussi un organe au moyen duquel la Coccidie se nourrit du sang de son hôte, puisque cette sorte de trompe hyaline paraît traverser la basale [1].

En grossissant, le macrogamète devient d'abord ovoïde allongé, et de très bonne heure le microgamétocyte se trouve logé dans une petite dépression de sa partie antérieure à la base de la trompe (5, fig, 23). La croissance du macrogamète est plus rapide que celle du microgamétocyte qui ne grandit plus quand il a atteint une longueur de 12 à 15 μ. Le macrogamète prend ensuite une forme ovoïde subsphérique et son cytoplasma se bourre de corps de réserve, notamment de gros grains chromatoïdes (5 et 6, fig. 23).

Durant son accroissement, le noyau du macrogamète présente quelques modifications. Il devient d'abord sphérique et montre bientôt un karyosome très net, tandis que la chromatine en petits grains se dispose en forme de calotte.

Dans cette calotte de chromatine apparaît un second karyosome de forme allongée ou en croissant, lequel provient peut-être du premier par bourgeonnement (5 et 6, fig. 23). Quoiqu'il en soit, les deux karyosomes conservent désormais leur individualité et leur forme : le premier reste sphérique et entouré d'une zone claire, le second allongé est toujours en rapport avec la zone des fins grains de chromatine. Lorsque ces deux karyosomes sont un peu éloignés l'un de l'autre, on a l'apparence de deux noyaux tangents. Dans la suite du développement, ces rapports ne sont que peu ou point modifiés, mais le noyau a considérablement grossi ainsi que les deux karyosomes et notamment le karyosome sphérique.

Lorsque le macrogamète a atteint une taille d'environ 30 μ, il est devenu ovoïde ou sphérique, et sa trompe s'est peu à peu atrophiée.

[1] La même disposition s'observe chez l'*Adelea dimidiata* type, ainsi que nous l'avons montré antérieurement. (Voir Léger et Duboscq. Les Grégarines et l'épithélium intestinal chez les Trachéates, page 436 et planche VI, fig. 86, *Archives de Parasitologie*, 1903).

Finalement, il se détache de l'épithélium avec les débris de la cellule qui l'héberge et, toujours flanqué de son microgamétocyte, tombe dans la lumière intestinale.

C'est alors que se forment les microgamètes pendant que le noyau femelle se prépare à la fécondation.

Au moment de la formation des microgamètes, le noyau du microgamétocyte, très gros, sphérique, se montre très riche en chromatin et se colore d'une façon pour ainsi dire massive. Il se divise d'abord en deux et presqu'aussitôt en quatre suivant le mode décrit déjà par Siedlecki chez *Adelea ovata*, Schneider.

Ainsi se forment quatre microgamètes virguliformes qui montrent une petite échancrure vers le milieu de la face concave.

Fécondation. — Pendant la formation des éléments mâles, le noyau femelle s'est porté au pôle opposé à celui où se trouve le microgamétocyte. Ce noyau, toujours sphérique, montre encore son karyosome rond et sa chromatine en grains baignant dans le suc nucléaire. Par contre, le karyosome allongé s'évanouit progressivement, pendant qu'apparaît dans le cytoplasme, en arrière du noyau, une plage qui se colore uniformément et plus fortement que le reste du cytoplasma ; cette plage représente sans doute la chromatine du karyosome en croissant, expulsé durant la migration du noyau vers la surface et il y aurait ainsi une épuration nucléaire (1, 2 et 3, fig. 24).

C'est à ce moment que les microgamètes se détachent et se dirigent vers le pôle occupé par le noyau du macrogamète. Dès que l'un d'eux a gagné ce pôle, il pénètre dans le macrogamète avec le noyau duquel il se trouve immédiatement en contact. Alors il se détend et se change en calotte fortement colorée, chargée de nombreux grains chromatiques. Celle-ci s'applique d'abord étroitement contre le noyau femelle dont la membrane est devenue indistincte, et se fusionne avec lui (3, fig. 24). La fécondation accomplie, le noyau de conjugaison gagne le centre. Le macrogamète devenu ookyste s'entoure alors d'une membrane résistante. En un point de

sa surface on peut voir encore pendant longtemps le reliquat du microgamétocyte comme un petit corps réfringent en forme de calotte.

Les ookystes. — Nous n'insistons pas sur les stades ultérieurs du développement qui ne présentent rien de particulier et nous dirons seulement qu'à ce moment les ookystes, qui mesurent en moyenne 30 μ de diamètre, sont évacués à l'extérieur où on les trouve parfois en grand nombre dans les excréments de la Scolopendre.

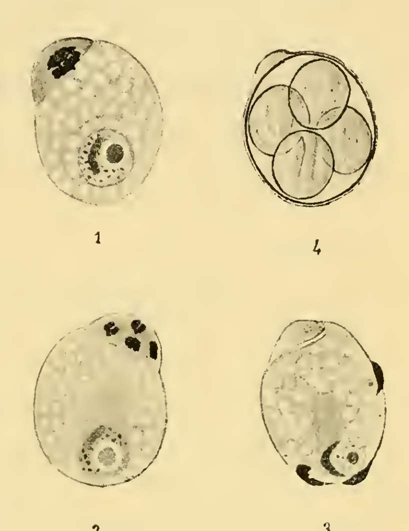


Fig. 24. — *Adelea dimidiata coccidioïdes* Léger et Duboscq. — 1, 2, Stades successifs de la formation des microgamètes et maturation du macrogamète. — 3. Fecondation. — 4. Ookyste mûr.

Sous l'action de la chaleur et de l'humidité, les ookystes se développent rapidement et leur contenu se divise le plus souvent en quatre sporocystes à peu près sphériques de 14 à 15 μ de diamètre environ. Dans chaque sporocyste se trouvent deux gros sporozoïtes (4, fig. 24).

On trouve, mais rarement, des ookystes renfermant jusqu'à 5 et 6 sporocystes ; par contre, il est assez fréquent d'observer des ookystes à 3 sporocystes par avortement du quatrième. D'autres fois, il y a 3 sporocystes dont un double, c'est-à-dire dont la dernière division ne s'est pas effectuée, ou bien seulement 2 sporocystes doubles. Nous avons même observé une fois un ookyste dont les 8 sporozoïtes étaient renfermés dans un sporocyste unique, disposition intéressante qui rappelle tout-à-fait l'ookyste des *Legerella*.

C'est surtout en raison de sa taille et du nombre des sporocystes contenus dans chaque ookyste que nous avons établi la sous-espèce *coccidioïdes* de l'*Adelea dimidiata*. Chez cette dernière, en effet, il

y a ordinairement de 8 à 12 sporocystes par ookyste et, tandis que le nombre de 4 apparaît comme normal dans la sous-espèce *coccidioïdes*, il exprime au contraire un minimum qu'on rencontre très rarement dans l'*Adelea dimidiata* type.

La sous-espèce *Adelea dimidiata coccidioïdes* mérite son nom par la ressemblance de ses ookystes tétrasporocystés avec ceux du genre *Coccidium*. Elle est caractérisée par son ookyste normalement tétrasporocysté et par ses macrogamètes de forme plus effilée, à l'état jeune, que ceux de l'*Adelea dimidiata* type.

VII

Coup d'œil sur la faune de Corse.

La flore et la faune de Corse ont été l'objet d'un grand nombre de recherches, qui nous fournissent de bons documents pour l'histoire de la distribution géographique. Comme nous n'avons pas fait la bibliographie complète de la question, nous nous bornerons à résumer les conclusions parfois contradictoires des travaux les plus récents.

Kobelt (1898) rapportant les conclusions d'Engler signale d'abord le grand nombre d'espèces spéciales à la Corse. Cet endémisme est surtout marqué dans les plantes de haute montagne où, sur 114 espèces, on en compte 33 qui ne se rencontrent qu'en Corse. Cette flore de montagne n'a pas un caractère glaciaire. Elle rappelle la flore des Hautes-Alpes ou des Pyrénées et les genres sont méditerranéens. Kobelt en conclut que la Corse appartient au système alpin dont elle a été détachée vers la fin du miocène. Il ne peut admettre le continent tyrrhénien, tel que l'entendait Forsyth Major (1882), et il met complètement en doute la liaison des îles tyrrhéniennes avec le nord de l'Afrique.

John Briquet (1901) sans contredire les idées de Forsyth Major, arrive à des conclusions bien analogues à celles d'Engler et de Kobelt. Il pense que d'après sa végétation, la Corse forme avec la

Sardaigne et l'Archipel toscan un domaine à part dans la région méditerranéenne. C'est le domaine des îles tyrrhéniennes. Bien qu'un grand nombre d'espèces provençales se retrouvent en Corse, cette île a plus d'affinités avec le littoral méditerranéen italien qu'avec le domaine français. Le caractère saillant est l'endémisme, qu'explique très bien la séparation déjà ancienne de l'île d'avec le continent. Un grand nombre d'espèces (150) sont spéciales aux îles tyrrhéniennes et parmi ces espèces, les unes représentent des espèces anciennes qui n'ont pas évolué (espèces paléogéniques) ; les autres beaucoup plus récentes (espèces néogéniques), sont des plantes de montagne dérivées d'espèces actuelles des zones inférieures ou remplacent des espèces voisines propres aux diverses montagnes du sud de l'Europe (Alpes, Pyrénées, Sierra Nevada, montagnes de Grèce).

Les zoologistes sont d'accord sur beaucoup de points avec les botanistes. Ainsi l'endémisme des îles tyrrhéniennes, c'est-à-dire la présence d'espèces spéciales attestant par leur nombre la réalité de la zone tyrrhénienne, est démontré pour tous les groupes d'animaux étudiés. Forsyth Major (1882), qui relève surtout la faune des Vertébrés terrestres, met en relief une série de Mammifères, Reptiles, Batraciens, spéciaux à cette zone. Et en effet, rien que dans les Mammifères, Forsyth Major et Kornhüber (1884), nous montrent un Ovidé le Mouflon (*Ovis musimon*), un Cerf (*Cervus corsicanus*), une Martre (*Mustela boccamela*), un Renard (*Canis vulpes melanogaster*), un Lièvre (*Lepus mediterraneus*), un Sanglier (*Sus scrofa meridionalis*), qui sont spéciaux. Mais il faut comprendre, d'après ces auteurs dans la zone tyrrhénienne le nord de l'Afrique, auquel il ne manque, parmi les Mammifères caractéristiques de la Corse et de la Sardaigne que *Sus scrofa meridionalis* spécial aux deux îles.

Kobelt reconnaît la réalité de la province tyrrhénienne, mais il nie son union ave l'Afrique du Nord, et sur ce point il démontre l'inanité des arguments de Forsyth-Major. Le Mouflon d'Afrique (*Ovis tragelaphus*), n'est pas la même espèce que le Mouflon de Corse

(*Ovis musimon*), et d'ailleurs, des restes d'os du mouflon se rencontrent dans le quaternaire des Pyrénées. Le Renard de Corse (*Canis vulpes melanogaster*), et la Martre (*Mustela boccamela*) se retrouvent en Italie, mais paraissent absents de l'Afrique. Le Lièvre de Corse (*Lepus mediterraneus*) est une forme locale. Quant au Cerf, il est bien certain que le *Cervus barbarus*, étroitement limité à la région qui s'étend entre Alger et Tunis, est une petite variété bien voisine du Cerf de Corse et de Sardaigne (*Cervus corsicanus*). Mais comment faire fonds de ce seul argument. Ces Cerfs africains ne représentent-ils pas plutôt un gibier de chasse que les rois Maures, régnant sur la Sardaigne, auraient importé dans leur domaine voisin. Les Mammifères ne nous montrent donc qu'une faune de reliquat conservée dans les îles depuis les temps miocènes.

L'étude des Mollusques terrestres mène Kobelt aux résultats fournis par l'étude des Mammifères, et le commandant Caziot (**1901**), vient confirmer ses vues en mettant en relief l'endémisme étroitement limité aux îles, qui n'ont presque rien de commun avec le nord de l'Afrique.

Ce seront aussi les conclusions de Ferton (**1901**[b], **1901**[a]), d'après ses recherches sur les Hyménoptères, quoique cet auteur rencontre en Corse quelques espèces africaines. Ce seront avec plus de force encore, les conclusions de Vodoz (**1901**), qui nous donne un relevé des Coléoptères dans un article très documenté. Vodoz trouve 253 espèces spéciales à la Corse, soit $\frac{1}{7}$ de la faune coléoptérique. A ces nombreuses spécialités viennent s'ajouter, pour la Corse et la Sardaigne, 90 espèces communes aux deux îles et qui ne s'étendent ni au continent, ni à aucune des grandes îles méditerranéennes. Cependant Vodoz penche pour un endémisme limité à la Corse et qu'expliquerait l'ancienneté du détroit de Bonifacio. Il ajoute à l'appui de sa démonstration la liste des espèces relativement nombreuses qui sont communes à la Corse et à la Provence sans s'étendre à la Sardaigne.

L'enquête géologique éclaire beaucoup les résultats de la systéma-

tique. Depéret (1897) a montré qu'à la fin du miocène, la Corse était sans doute rattachée au continent provençal et italien. A cette époque une faune commune (faune de Pikermi) existait en Espagne, en Languedoc, en Provence et en Italie. C'était aussi celle de la Corse. Avec la période pliocène, l'étendue des grandes terres diminue à la suite d'une importante transgression de la mer. Mais la Corse et la Sardaigne sont encore rattachées au massif des Maures et forment une péninsule corso-sarde analogue à l'Italie actuelle. Plus tard seulement (avant l'époque glaciaire, d'après Ferton) se fera la séparation définitive des îles. Depéret (1902) explique par cette communication péninsulaire les affinités de la faune pliocène de la Corse avec la faune pliocène du Roussillon ou de l'Espagne (*Lagomys corsicanus* retrouvé dans le Roussillon et à Barcelone). L'explication sera encore valable pour la faune actuelle de la Corse, qui est plus voisine de la faune de la Provence ou de celle de l'Espagne que de la faune de l'Italie, ainsi que le démontrent Forsyth Major, Kornhüber, Vodoz et Roule (1901).

Dès lors, nous comprenons bien l'endémisme avec ses particularités. Si nous partons des espèces communes aux îles et au continent avant la séparation, nous concevons la distribution géographique actuelle. Un certain nombre d'espèces n'ont pas varié depuis le pliocène. C'est le fonds de la faune commune aux divers points de la Méditerranée. Cependant la plupart des espèces pliocènes ont disparu de cette zone méditerranéenne, soit que leur extinction soit à peu près complète, soit qu'elles aient émigré vers des contrées plus chaudes en évoluant légèrement. Quelques-unes de ces espèces paléogéniques ont pu se perpétuer dans les îles où, par la constance du climat et l'absence de leurs ennemis, elles evitaient les principales causes d'anéantissement. C'est là l'explication de la présence en Corse, d'espèces pliocènes. Ainsi *Sus scrofa meridionalis* a beaucoup de rapports avec les Cochons pliocènes ; de même *Cervus corsicanus* appartient au groupe de l'*Axis* comme le plus grand nombre des Cerfs pliocènes. L'Huître qui vit encore en Corse dans l'étang de Diane *Ostrea Cyrnusi* Peyraudeau, est la même huître que *Ostrea*

Boblayei Deshayes, du miocène du Rhône et de la Suisse. Dans l'îlot situé au milieu de l'étang, on trouve des débris fossiles de l'Huître ancienne et Locard (1901) a pu s'assurer que les formes fossiles sont les mêmes que les formes actuelles, non seulement comme type, mais encore comme variété.

Mais on sait d'autre part que la faune pliocène méditerranéenne a des représentants actuels dans les formes subtropicales. La faune des Mammifères pliocènes se retrouve aujourd'hui dans l'Asie sud occidentale et les îles de la Sonde. C'est ainsi que le Cerf de Corse peut être aussi bien comparé au Cerf axis du Bengale qu'avec les Cerfs pliocènes. *Sus scrofa meridionalis* rappelle également certains Cochons pliocènes ou *Sus vitatus* de Java. Ne soyons donc pas surpris si une Menthe de la Nouvelle-Zélande est l'espèce qui se rapproche le plus de la *Mentha Requienii* de Corse, ou si *Plintheria luctuosa* de la Nouvelle-Guinée est le Coléoptère le plus voisin de *Spathorrampus corsicus.*

Toutes ces espèces méritent le nom d'espèces paléogéniques. Mais la plus grande partie des espèces spéciales représentent des espèces qui ont évolué parallèlement aux espèces continentales. Ces espèces néogéniques sont surtout nombreuses dans la faune de montagne qui a été isolée plus vite et plus complètement. D'où peut-être l'absence de faune alpine relevée par Ferton et par Vodoz.

Si la faune de Corse est aujourd'hui bien connue pour la plupart des groupes d'animaux, nous devons en excepter tout-à-fait les Myriapodes, sur lesquels on ne sait absolument rien. Seuls les Myriapodes de Sardaigne ont donné lieu à plusieurs travaux : Magretti (1879-1880), Fanzago (1881), Costa (1882, 1883, 1884, 1885) et plus récemment Silvestri (1898) dont les déterminations sont plus sûres que celles de ses devanciers, nous donnent une bonne idée de la faune sarde. Toutefois Silvestri qui a également étudié la faune des Myriapodes de Sicile (1897) pense que nos connaissances actuelles sur la faune myriopodologique des diverses régions de la Méditerranée

sont trop incomplètes pour nous permettre des conclusions précises et il se borne à faire remarquer que la Sicile possède plusieurs espèces caractéristiques, les unes de l'Italie, les autres de l'Afrique du Nord, tandis que la Sardaigne n'a d'espèces communes avec l'Italie que celles qui se rencontrent dans toute la région circumméditerranéenne.

L'insuffisance de nos récoltes nous impose une réserve encore plus justifiée que celle de Silvestri. Notre collègue donne pour la Sardaigne une liste de 47 espèces de Myriapodes et nous n'en pouvons citer que 43 pour la Corse. De ces 43 espèces, 9 sont nouvelles, ce qui est un chiffre relativement énorme. Il serait peut-être moins élevé, si nos connaissances de la faune du midi de la France et de l'Espagne étaient plus complètes. Ce n'en est pas moins une nouvelle preuve de l'endémisme, sur lequel au surplus tout le monde est d'accord. Notons que nous n'avons trouvé en Corse aucune des espèces spéciales à la Sardaigne. Si cette remarque devait être maintenue par la suite, elle plaiderait pour l'endémisme étroit soutenu par Kobelt et Vodoz. Mais le sud de l'île et en particulier la région de Bonifaccio que nous n'avons pas explorés nous montreront certainement des espèces non encore rencontrées, et qui pourront être communes aux deux îles.

Les affinités des espèces spéciales sont diverses. *Schizophyllum corsicum* n. sp. remplace une espèce italienne *Schizophyllum Cavannæ* Berlese. *Lithobius impressus corsicus* a des affinités avec *L. cæsar* Verh. de Corfou ; *L. Blanchardi* se rapproche de *L. oligoporus* Latzel, de Sardaigne ; *Himantarium Brölemanni* rappelle à la fois *H. rugulosum* C. K. et *H. superbum* Mein.; *Craspedosoma Legeri* n. sp. est voisin de *Craspedosoma centrale* Silvestri, de l'Italie centrale ; *Iulus segregatus* n'est donné par Brölemann que comme une variété de *I. apenninorum* Verh.

Ces faits montrent déjà, comme Brölemann nous le faisait remarquer, qu'il s'agit là d'une faune franchement méridionale. Les espèces communes à l'île et au continent appuient encore cette manière de voir. De ces espèces, les unes sont caractéristiques de

l'Italie centrale (*Polydesmus dispar* Silvestri) ; d'autres nous font penser à la faune ibérique ; citons la *Scolopendra oraniensis lusitanica* Verh. le *Cryptops anomolans lusitanus* Verh. *le Brachyiulus pusillus lusitanus* Verh. et aussi ce curieux *Geophilus pinguis* Brölemann qui n'est encore connu que des Basses-Pyrénées. D'autre part, l'absence des animaux caractéristiques soit du Sud de la France, soit du Nord de l'Afrique indique encore que la faune de Corse correspond bien à sa latitude.

Notre liste ne signale aucune espèce de *Glomeris*, ce qui est d'autant plus inattendu que les forêts de hêtres et de châtaigniers, qui conviennent si bien à ces animaux sont nombreuses en Corse. Or étant donnés l'époque et les endroits où nous avons cherché, nous pouvons affirmer que si les Glomeris existent dans l'île, leurs espèces ne doivent pas y être nombreuses. Silvestri n'en a d'ailleurs trouvé qu'une espèce en Sardaigne.

L'absence de Glomeris constitue-t-elle un nouveau fait à l'appui de l'absence de faune alpine bien mise en relief par Ferton pour les Hyménoptères ? Il faut s'entendre sur ce point. Il est certain que les espèces des Alpes françaises ne se retrouvent pas en Corse, quoique les conditions climatériques des hautes montagnes de l'île semblent convenir aux animaux des Alpes. De ces espèces, les unes ne sont même pas représentées par des espèces équivalentes, mais cela ne peut-il pas être expliqué par la pauvreté de la faune des îles ? D'autres au contraire sont remplacées par des espèces voisines. C'est ainsi que la région montagneuse nous fournit des *Atractosoma, Craspedosoma, Ceratosoma* qui sont certainement encore plus nombreux à l'automne. Par conséquent l'absence des espèces des Alpes françaises n'est pas contradictoire avec la présence d'une faune alpine.

Il faut absolument distinguer, au point de vue de la faune, la région montagneuse et froide, des régions chaudes de la côte. La région montagneuse est beaucoup plus riche en espèces. Sur les 43 espèces que nous énumérons, nous en avons rencontré 27 à Vizzavona, parmi lesquelles 17 n'ont pas été trouvées ailleurs en Corse.

En revanche, plusieurs genres communs dans la plaine (*Scolopendra, Himantarium, Dignathodon, Strongylosoma*) paraissent complètement manquer à Vizzavona.

Les entomologistes ne sont pas arrivés aux mêmes résultats. Ferton et Vodoz ont en effet trouvé la même faune d'Insectes dans les hauteurs que dans la plaine, l'époque d'apparition annuelle des animaux caractérisant seule la différence d'altitude. Vodoz fait même la curieuse remarque que « des uniques espèces alpines du continent que nous possédions en Corse, plusieurs paraissent être plus communes sur les côtes de l'île que dans les montagnes ».

Comme on l'a vu, la recherche des Myriapodes mène à des résultats différents. Il est au surplus toujours dangereux, dans les questions de distribution, d'étendre à toutes les classes d'animaux, les résultats donnés par un seul groupe.

La faune des parasites ne peut nous suggérer que de brèves réflexions. Les parasites ont été ceux que nous devions prévoir et correspondent à ceux du continent. Chaque genre de parasite est étroitement lié à un genre d'hôte et cette adaptation étroite peut aller très loin. On sait très bien, pour les Grégarines, que les *Pterocephalus* se trouvent seulement chez les Scolopendres, les *Dactylophorus* chez les Cryptops, les *Rhopalonia* chez les Géophiles. Mais ce qu'il semble encore, c'est que chaque espèce de Scolopendre a son espèce de *Pterocephalus* et même une simple variété de Scolopendre aura sa Grégarine spéciale. Ainsi, l'un de nous a décrit, chez *Scolopendra oraniensis* type (= *africana* Verh.), une Grégarine, *Pterocephalus Giardi* Léger différente spécifiquement du *Pterocephalus nobilis* Schneider de *Scolopendra cingulata* Newp. En Corse, la *Scolopendra oraniensis* est représentée par la variété *lusitanica* Verhoeff. Elle est parasitée par le *Pterocephalus Giardi corsicum* dont nous faisons une sous-espèce du *Pterocephalus Giardi* type. Cette spécificité se retrouve chez les Coccidies. *Scolopendra cingulata* Latr. héberge en même temps que *Pterocephalus nobilis* Schn.

la Coccidie *Adelea dimidiata* Schn. *Scolopendra oraniensis lusitanica* Verh. nous montre avec *Pterocephalus Giardi corsicum* n. s. sp., *Adelea dimidiata coccidioïdes* n. s. sp., qui est nettement distincte d' *Adelea dimidiata* type.

La liste des Sporozoaires parasites des *Lithobius* du continent fournirait encore une preuve éclatante de la spécificité. En Corse nous ne pouvons noter que l'absence des Grégarines chez les *Lithobius*. Sans doute nos examens ont porté sur un nombre trop petit d'exemplaires, mais en France presque tous les *Lithobius* sont richement infestés par les *Echinocephalus*. Il faut donc opposer cette multiplicité des Grégarines du continent à leur rareté en Corse.

Pour défendre encore la spécificité des parasites sporozoaires, nous avons précisé les caractères des divers *Stenophora* que l'on rencontre dans les Diplopodes. On avait trop l'habitude d'appeler *Stenophora Iuli* des espèces qu'on peut différencier d'après l'étude seule du céphalin et du sporadin. Un examen rapide, mais attentif, nous a ainsi permis de faire connaître des parasites nouveaux en même temps que les nouveaux Myriapodes que l'endémisme faisait prévoir.

Malheureusement, tous nos résultats sont incomplets. Nos matériaux sont trop fragmentaires pour nous permettre autre chose qu'un aperçu provisoire sur les myriapodes de Corse et leurs parasites.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

1894. Bateson (W.). Materials for the study of variation treated with especial regard to discontinuity in the origin of species. (*London, Mac Millan.*)

1901. Briquet (John). Domaine des Iles Tyrrhéniennes *in* Introduction sur la flore et la végétation de la France par Ch. Flahault. (*Flore descriptive de H. Coste. Paris.*)

1894. Brölemann (H. W.). Difformité constatée chez un *Himantarium Gabrielis* L. (*Feuille des Jeunes Naturalistes*, n° 234.)

1901. Caziot (Commandant). Comparaison entre les faunes terrestres et fluviatiles des deux îles Corse et Sardaigne. (*Comptes-Rendus de la 30e session. Ajaccio. Afas.*)

1882, 1884, 1885. Costa (A.). Notizie ed osservazioni sulla Geofauna sarda. (*Atti. R. Acad. Napoli.*)

1883. Costa (A.). Diagnosi di nuovi Artropodi trovati in Sardegna. (*Bull Soc. Ent. Ital.* t. XV).

1897. Depéret (Ch.). Étude de quelques gisements nouveaux de Vertébrés pleistocènes de l'île de Corse. (*Ann. Soc. Linn. Lyon.*)

1902. Depéret (Ch). Sur l'origine et la dispersion géographique de *Lagomys corsicanus.* (*Comptes rendus, Acad. Sc.*)

1881. Fanzago (F.). I Miriapodi del Sassarese, (*Parte descrit. Sardegna. Fasc. I. Sassari.*)

1901 *a*. Ferton. Description de l'*Osmia corsica* n. sp. et observations sur la faune Corse. (*Bull. Soc. Entom. France*, n° 4.)

1901 *b*. Ferton. Les Hyménoptères de la Corse. Apiaires, Sphégides, Pompylides et Vespides. (*Comptes rendus de la 30e session. Ajaccio. Afas.*)

1882. Forsyth Major. Die Tyrrhenis. Studien uber geographische Verbreitung von Thieren und Pflanzen in westlichen Mittelmeergebiet. (*Kosmos. VII. Leipzig*)

1898. Gadeau de Kerville (H.). Sur la furcation tératologique des pattes, des antennes et des palpes chez les Insectes. (*Bull. Soc. Entom.*, n° 4.)

1898. Kobelt. Studien zur Zoogeographie. II. Die Fauna der meridionalen Subregion. (*Wiesbaden.*)

1884. Kornhuber. Ueber Corsica. (*Schrift. d. ver. z. Verbr. Naturw. Kentniss.*)

1898. Léger (L). Polycystidées parasites des Arthropodes terrestres. (*Bull. Muséum. Marseille*, t. I, fasc. 1.)

1899. Léger (L.). Quelques types nouveaux de Dactylophorides de la région méditerranéenne. (*Miscell. biologiques dédiées à Giard* in *Publications Stat. Zool. Wimereux.*)

1901. Léger. (L.). Sur une nouvelle Grégarine parasite des Pinnothères des Moules. (*Comptes rendus Ac Sc. Paris.*)

1900. Léger (L.) et O. Duboscq, Les Grégarines et l'épithélium intestinal. (*Comptes rendus Acad. Sc. Paris.*)

1901. Locard (A). Observations sur les Mollusques testacés marins des côtes de Corse. (*Comptes rendus de la 30e session. Ajaccio. Afas.*)

1879. Magretti (P.). Rapporto su di una excursione nella Sardegna. (*Atti. Soc. Ital. sc. nat.*, t. XXI)

1880. Magretti (P.). Una seconda escursione zoologica nella Sardegna. (*Atti. Soc. Ital. sc. nat.*, t. XXII.)

1903. Perez (Ch.). Le cycle évolutif de l'*Adelea Mesnili* Coccidie cœlomique parasite d'un Lépidoptère. (*Archiv. f. Protistenkunde*, Bd. II.)

1901. Roule (L.). Les Poissons du littoral de la Corse; comparaison de cette faune avec celle des autres localités du bassin occidental de la Méditerranée. (*Comptes rendus de la 30e session. Ajaccio. Afas.*)

1885. Schneider (A.). Coccidies nouvelles ou peu connues. (*Tabl. Zool.*, t. I, p. 7, Poitiers.)

1899. Siedlecki (M). Etude cytologique et cycle évolutif de l'*Adelea ovata* Schn. (*Ann. Inst. Pasteur.*)

1897 *a*. Silvestri (F.). Contributo alla conoscenza dei Chilopodi e Diplopodi della Sicilia. (*Bull. Soc. Ent. Ital.*)

1897 *b*. Silvestri (F.). Neue Diplopoden. (*Abh. u. Ber. K. Zool. und Anthr. Ethno. Mus. Dresden*)

1898. Silvestri (F.). Contributo alla conoscenza dei Chilopodi e Diplopodi dell'isola di Sardegna (*Ann. d. Mus. cir. di Genova.*)

1900. Tornier (G). Das Entstehen von Käfermissbildungen, besonders Hyperantennie und Hypermelie. (*Archiv. f. Entwickelungsmech*, t. IX.)

1901. Vodoz. Observations sur la faune des Coléoptères de la Corse. (*Comptes rendus de la 30e session, Ajaccio. Afas.*)

DÉVELOPPEMENT DU PHARYNX

DES COUPLES ET DES PAIRES DE CLOISONS

CHEZ LES

HEXACTINIES

PAR

L. FAUROT
Docteur ès sciences

J'ai déjà mentionné (**1895**) ce fait que chez *Sagartia parasitica*[1] et *Adamsia palliata* le développement s'effectuait à l'extérieur. Les œufs sont parfois expulsés avant la fécondation et j'ai vu l'émission des spermatozoïdes se produire sous forme de petits nuages blanchâtres. Il est possible cependant, pour les raisons mentionnées dans mon premier travail, que dans la mer, la fécondation ait lieu exclusivement à l'intérieur des ovaires.

A partir des seize premières divisions de l'œuf, les blastomères se fractionnent irrégulièrement, certaines d'entre elles restant plus d'une heure sans se diviser tandis que d'autres continuent à se fragmenter sans cesse.

[1] Synonymes : *Calliactis effœta* (Verill), *Calliaclis polypus* (Klutzinger). Cette espèce a aussi été rangée dans le même genre que l'*Adamsia palliata* sous le nom d'*Adamsia Rondeletti* car de même que la première elle est pourvue d'une cuticule pédieuse, mais ce caractère existe également dans le genre *Chitonactis*. Il n'y a donc pas de motif suffisant pour changer la première dénomination : *Sagartia parasitica* (Gosse).

A la formation d'une morule non couverte de cils[1] une blastule succède. La forme en est très irrégulière et concorde bien avec la description que H. V. Wilson (1888) a faite de la blastule de *Manicina areolata* «...a grotesquely shaped mass. » Sa surface est toute en dépressions et en saillies. Cette irrégularité de formes me paraît être sous la dépendance des déplacements de cellules qui se produisent durant la délamination dont la durée est de six à huit heures. Pendant ce temps certaines blastules ne présentent parfois à leur surface qu'une seule dépression très large, une des moitiés de la blastule s'enfonçant dans l'autre. Il en résulte que des coupes faites sur de semblables embryons pourraient faire croire à une invagination typique si à l'examen on ne discernait pas dans la couche de cellules formant leurs parois, certaines particularités propres à la délamination.

Sur des coupes provenant de blastules de toutes formes, il m'a semblé que de la couche de blastomères, paraît se détacher par divisions plus ou moins obliques, d'autres cellules qui émigrent dans la cavité blastulaire pour former en partie les cellules de nutrition qui un peu plus tard rempliront complètement la planule. Lorsque ces dernières cellules sont encore en contact avec celles qui constituent la couche superficielle, elles sont souvent pyriformes, l'extrémité arrondie étant dirigée vers la cavité blastulaire. Il me semble vraisemblable que c'est au déplacement (ou émigration ?) de ces cellules, par place irrégulièrement disposées, que sont dûes les déformations extérieures.

Quoiqu'il en soit et bien qu'il ne m'ait pas été possible de suivre la marche de ces phénomènes d'une manière bien approfondie jusqu'à leur achèvement, cette délamination ne me paraît pas contestable. D'ailleurs, la délamination chez les Actinies a déjà été

[1] Chez *Actinia mesembryanthemum* de Lacaze-Duthiers a décrit des aspérités sur les ovules et récemment Appellöff (1900) a décrit également un revêtement de cils sur les œufs d'*Urticina* (*Tealia*). Avant ce dernier auteur j'avais observé (1895) que ce revêtement participe, chez *Peachia hastata* à la segmentation de l'œuf et persiste jusque sur la morule. Les cils toujours immobiles sont plutôt comparables à des soies raides très fines.

observée et figurée par H. V. Wilson (1888) sur *Manicina areolata*, et par Mac Murrich (1891) sur *Actinoloba dianthus* et *Rhodactis Sanct-Thomae*.[1]

Vers la seizième heure après le début de la segmentation la formation de l'entoderme est terminée, mais la cavité de la planule étant remplie de cellules de nutrition la limite entre celles-ci et la couche cellulaire n'est pas toujours facile à reconnaître. La surface du corps se couvre de cils à l'aide desquels se font les mouvements de progression, le blastopore en arrière. Les planules d'abord rondes puis ovoïdes nagent activement à la surface ou près de la surface de l'eau des récipients. Ce n'est que dans de mauvaises conditions de développement ou bien lorsqu'elles sont sur le point de se fixer qu'on les voit gisant sur le fond en tournant sur elles-mêmes. D'après Appellöf cependant (1900), les larves d'*Actinia* et d'*Urticina* ne nagent qu'exceptionnellement à la surface de l'eau.

Les résultats des recherches qui, jusqu'à présent, ont été faites au sujet des premières modifications embryogéniques subies par la planule diffèrent beaucoup quant à la formation du pharynx et de la bouche. Cette formation se ferait, le plus souvent, par invagination du pôle oral, invagination qui pour certaines espèces serait primitive et pour d'autres (délamination) serait secondaire. L'origine des cloisons est aussi, d'après ces mêmes recherches, très loin d'être éclaircie.

En ce qui concerne la formation du pharynx, mes observations m'ont conduit à cette conclusion que chez *Sagartia parasitica* et *Adamsia palliata*, elle se manifeste *sur un des côtés de la paroi même de l'embryon, en même temps et par le même processus que celle des deux premières cloisons, sans qu'il soit nécessaire de faire intervenir l'invagination du blastopore et d'une partie plus ou moins grande du pôle oral*. On verra, d'autre part, dans

[1] Goette (1897) a observé chez *Cereactis aurantiaca* la formation d'une sterrogastrula. Appellöf (1900) représente la formation de l'endoderme comme étant produite chez *Urticina* (*Tealia*) par une véritable invagination. Mais ainsi que Mac Murrich le suggère au sujet des recherches de Kowalewsky sur *Actinia mesembryanthemum* et de Jourdan sur *Actinia equina* il se peut qu'il y ait là une erreur d'interprétation.

le résumé suivant des travaux antérieurs à celui-ci, que H. V. Wilson et Mac Murrich ont montré avant moi qu'à l'origine il y a contact intime entre le pharynx et un des côtés de la paroi du corps, mais pour ces auteurs les cloisons primitives ne se forment que secondairement, alors que le pharynx dans sa croissance vers l'intérieur de la cavité deviendrait peu à peu central.

D'après Korschelt et Heider (1890) Kowalesky a constaté chez *Sagartia parasitica* (*Adamsia Rondeletti*) que la segmentation régulière n'aboutissait pas à une vésicule blastodermique mais à un agrégat de cellules. L'endoderme ne s'y formerait pas par invagination mais par clivage du blastoderme. Le même auteur a vu se former une invagination sur une espèce voisine de *Actinia mesembryanthemum* ; cette invagination forme le pharynx dont l'ouverture inférieure est le blastopore refoulé.

Jourdan (1879) a observé une invagination typique chez *Actinia equina*.

H. V. Wilson (1888) sur un Hexacorallidé, *Manicina areolata*, ne mentionne pas la présence du blastopore ; il nomme invagination œsophagienne, l'introversion ectodermique[1] qui se produit dans la planule peu après la formation de l'endoderme par délamination. L'invagination ou pharynx serait d'abord placée au centre du pôle oral, mais bientôt elle commencerait à devenir excentrique allant peu à peu jusqu'au contact immédiat de la paroi de l'embryon. C'est à ce point de contact que, selon H. V. Wilson, une des deux premières cloisons prendrait son origine. Tout en s'invaginant davantage, le pharynx arriverait de nouveau en contact avec la paroi opposée ; c'est ce second déplacement qui provoquerait l'origine de la seconde cloison. Appellöf objecte à cela que le pharynx ne peut se déplacer, se mouvoir activement; mais, à mon avis, il faut considérer que le déplacement que Wilson attribue à cet organe doit être pris au figuré. Le naturaliste américain enfaisant mouvoir le pharynx exprime ainsi

[1] D'après certaines figures de son travail non seulement l'ectoderme, mais aussi la « Stutzlamelle » s'invaginent.

l'impression que donnent à l'œil les vues successives de coupes transversales en séries, faites à travers le pharynx et la paroi du corps.

Mac Murrich, (1891) a observé qu'après la délimination du *Métridium marginatum* il se formait une dépression et une ouverture au pôle postérieur de la larve. Chez *Rhodactis Sanct-Thomae* il a pu observer la formation des deux premières cloisons et ses observations concordent avec celles de H. V. Wilson, c'est-à-dire que le pharynx est d'abord en contact étroit avec la paroi du corps, sans interposition d'entoderme. Durant sa croissance, il s'en éloigne, tout en lui restant relié par une lame de mésoglée, qui sera la première cloison. Il considère comme possible que la seconde cloison s'est formée en même temps et de la même manière que la première. De même que H. V. Wilson, Mac. Murrich admet que les six autres cloisons primitives se forment sans avoir à leur origine, comme les deux précédentes; de connexion avec le pharynx. Pour lui, le lobe médian de l'entéroïde est d'origine entodermique tandis que les deux latéraux dérivent de l'ectoderme pharyngien.

A. Goette (1897) ne fait pas allusion au blastopore. Il décrit chez *Cereactis aurantiaca* tous les degrés de la formation du pharynx, formation qu'il a observée dès l'état de « Sterrogastrula ». Après l'introversion de l'ectoderme dans la cavité de la larve il se produirait secondairement une ouverture dans le fond de cette introversion, ouverture dont les parois seraient destinées, si toutefois j'ai bien compris les descriptions de l'auteur, à former l'ouverture buccale, l'orifice inférieur du pharynx et le pharynx lui-même. En tout cas, pour Goette la formation des cloisons est indépendante de ce dernier organe et elle est même postérieure à celle des loges (magentaschen). Il interprète les figures très nettes de H. V. Wilson de telle façon qu'il y trouve une confirmation de ses propres idées qui avec raison, ont été combattues par Appellöf (1900).

Appellöff le premier, chez *Urticina* et *Actinia equina* indique la véritable place du blastopore, il est situé non pas au centre du pôle oral, mais un peu sur le côté. D'après le même auteur, ce blasto-

pore se rétrécit mais ne ferme pas. Tandis que ses bords s'enfonçent pour former le pharynx, il constitue l'ouverture inférieure de cet organe. Ce sont les bords de l'introversion qui deviendront l'ouverture buccale.[1]

Chez *Actinia equina*, Appellöf ne paraît pas avoir observé de blastopore et ce seraient les bords d'une ouverture produite par rupture de la paroi de l'embryon qui en s'infléchissant, formeraient le pharynx. Il considère comme inexacte l'opinion de H. V. Wilson et de Mac Murrich d'après laquelle il y aurait à l'origine un contact intime entre le pharynx et la paroi du corps. D'après lui, le pharynx est durant le processus entier de son introversion, complètement entouré par l'entoderme bien qu'il soit plus rapproché, de l'un des côtés du corps que de l'autre.

Difficultés que l'introversion du pôle oral oppose à l'observation du développement du pharynx.

Avant d'aborder l'examen détaillé du développement du pharynx et des cloisons primitives, je crois nécessaire de signaler certaines particularités qui rendent l'étude des embryons très difficile. Elles se rapportent à l'introversion de la paroi du corps au niveau du pôle oral.

Il me semble qu'il y a lieu chez ces embryons, de distinguer deux introversions différentes : 1° l'introversion de l'ectoderme, fait embryogénique ; 2° l'introversion du pôle oral, fait qui primitivement est embryogénique et accompagne probablement l'introversion de l'ectoderme, mais qui d'après mes observations, ne me paraît pas devoir être destinée à constituer le pharynx. De très bonne heure, c'est-à-dire dès l'apparition des deux premières cloisons, cette seconde introversion devient physiologique, car elle est alors causée par la rétraction de ces deux organes.

L'introversion du pôle oral, on le voit, est quelque peu complexe

[1] 1900, p. 39 : « Der Blastoporus verengert wird » — p. 86 : « Der Blastoporus bei *Urticina* schliesst sich nicht, sondern bildet, indem der Rand sich nach innen biegt, um das Schlundrohr herzustellen, die Schlundpforte; die Einbiegungsöffnung wird zur Mundöffnung ».

et assez mal définie. Elle varie en étendue et de ses variations dépendent l'enfoncement plus ou moins profond de ce pôle dans l'intérieur de la cavité de l'embryon. Il est très rare de ne pas rencontrer cet enfoncement, souvent très irrégulier (figures 58, 59 et 70, 71, planches XIV et XV) chez les embryons qui ont franchi le stade planule ; les changements de rapport de situations des parties, qui en résultent, aussi bien que la situation excentrique du pharynx, deviennent un très grand obstacle à une orientation exacte et par conséquent à une bonne interprétation des coupes. En outre il peut arriver que le pôle oral introversé d'un embryon, s'extroverse.

Dans un travail précédent (**1895** [1] fig. 2 et 3, pl. I), j'ai figuré le changement de forme que subit un embryon de *Peachia* en passant ainsi de l'état de planule introversée à l'état de planule extroversée. Chez *Adamsia palliata* et *Sagartia parasitica* j'ai également observé ce changement. A l'état extroversé le blastopore est situé un peu en dehors du pôle oral de l'embryon, tandis qu'à l'état introversé ce blastopore s'enfonce et les bords de l'ouverture extérieure sont constitués par la paroi réfléchie du corps.

Pour montrer avec détail les changements intérieurs qui correspondent à ces deux états je vais avoir recours aux figures 31 et 32 de la planche XIII reproduisant l'aspect très fréquent qu'affecte le mésoderme dans les coupes longitudinales et à peu près perpendiculaires au plan de direction. Ces coupes ont été pratiquées sur deux embryons l'un extroversé, l'autre introversé. On y voit que la partie supérieure du canal faisant suite au blastopore a des parois verticales dans le premier état et horizontales dans le second.

A un degré plus fort d'introversion, le pôle oral subit souvent une transformation encore plus considérable (fig. I du texte), car le blastopore, qui chez l'embryon extroversé, était saillant à l'extérieur, se trouve maintenant plus ou moins enfoncé au milieu d'une cavité formée par les parois introversées.

[1] A cette époque je n'avais pas observé la situation excentrique du blastopore. Cette situation est certainement secondaire, se produisant sans doute au moment de la formation du pharynx.

On concevra facilement combien ces changements d'aspect pouvant se présenter sur des embryons de même âge, opposeront d'obstacles à l'interprétation des coupes soit longitudinales, soit transversales. Avec ces obstacles il faut encore tenir compte de ce que l'orifice allongé qui fait suite au blastopore figures 31, 32. planche XIII et figure I du texte n'est pas un trait anatomique. Ce n'est qu'une apparence de canal due à une expansion, à une déformation très fréquente du mésoderme et identique à celles que l'on observe dans la paroi de la colonne des Actinies adultes, coupées longitudinalement, figure II du texte. Comme elle résulte d'un épanouissement plus ou moins complet. il est évident qu'elle ne s'observe jamais sur les spécimens fortement introversés.

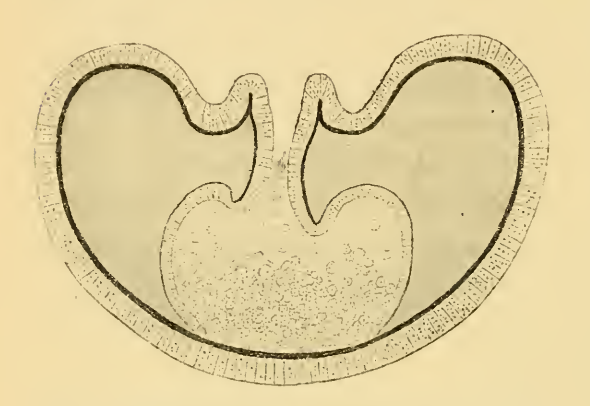


Fig. I. — Embryon de *Sagartia parasitica*, coupe longitudinale perpendiculaire au plan de direction.

A cette déformation et aux introversions plus ou moins profondes dues à la rétraction du pôle oral s'ajoute une particularité de développement qui vient encore entraver les recherches. Il s'agit de la formation des deux premières cloisons et du pharynx, formation simultanée qui d'abord excentrique, devient peu à peu centrale.

Ces difficultés, en raison de l'impossibilité où l'on est d'orienter les embryons. sont surtout sensibles dans l'examen des coupes longitudinales auxquelles Goette (1897) paraît avoir eu plus particulièrement recours pour soutenir sa théorie de la formation des « Magentaschen » théorie d'ailleurs complètement réfutée à mon avis. par Appellöf (1900) et que Hein (1903) considère comme devenue problématique.

Mésoderme
pharynx et cloisons primitives (couples).

Appellöf a figuré (fig. 32 et 33 de sa pl. IV) deux planules pourvues d'une « Stutzlamelle » assez apparente. H. V. Wilson (**1888**, fig. 5 de sa planche II) représente celle-ci sur une planule déjà introversée. Il m'a été impossible de préciser le moment où apparaît cette lamelle intermédiaire à l'ectoderme et à l'endoderme; cependant il me semble vraisemblable que sa formation a lieu en même temps que l'ouverture du blastopore.

Actuellement il semble que l'on ait renoncé chez les Actinies comme pour les autres Cœlentérés, à désigner la couche intermédiaire par le nom de mésoderme, on préfère la désigner sous le nom de lamelle de soutien, de mésoglée ou lame mésogléenne. J'ai déjà insisté ailleurs (**1895** et surtout **1900**) sur l'obscurité qui régne au sujet de la structure de cette couche chez les Actinies. La description d'Hertwig (**1879**) devenue classique, ne concorde pas avec mes observations auxquelles je prie le lecteur de se reporter. J'ajouterai cependant que la lame mésodermique, bien que n'étant revêtue qu'en partie par des fibrilles musculaires, est contractile dans toute son étendue. Certaines régions du corps, susceptibles de se contracter très fortement, ne présentent sur les coupes, aucune trace de ces fibrilles. Le disque pédieux notamment, en est complètement dépourvu et cependant certaines Actinies telles que l'*Actinia mesembryanthemum* peuvent se déplacer sans l'intervention des cloisons, à l'aide de ce disque. Les éléments ectodermiques musculaires dits « immergés » n'existent pas dans le mésoderme de la colonne et cependant cette paroi peut se contracter longitudinalement. Et d'ailleurs, un tissu contractile doit-il nécessairement, soit renfermer des éléments musculaires, soit en être recouvert?

Peut-être la contractilité du mésoderme des Hexactinies est-elle d'une autre nature que celle des muscles? Dans mon travail (**1895**) en décrivant les caractères extérieurs du *Peachia hastata* j'ai signalé

les modifications de forme que subissent en un temps assez court et sur un même spécimen bien épanoui, les ornements colorés des tentacules. Ces modifications s'expliqueraient facilement par une sorte particulière de contractilité, par une mobilité amœboïde du mésoderme.

Un autre exemple de cette contractilité est montré par la figure II du texte.

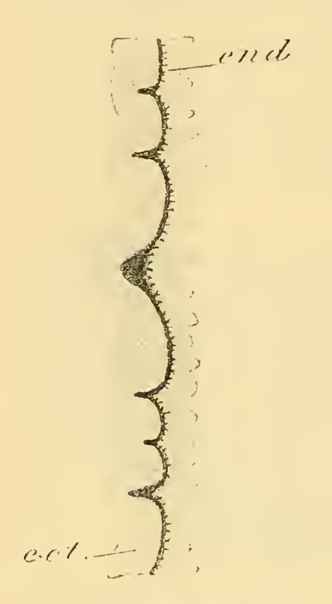


Fig. II. — *Bunodes thallia*, coupe longitudinale de la colonne.

Elle représente la coupe longitudinale d'un fragment de colonne chez un *Bunodes thallia* jeune.

Le mésoderme de ce spécimen très peu contracté[1] s'y voit sous l'aspect d'une lame à bords ondulés du côté de l'endoderme et fortement plissés du côté de l'ectoderme. Les plissements sont caractérisés par leurs extrémités prolongées où élargies dans des proportions qui, souvent, ne correspondent nullement à l'épaisseur moyenne de la couche. Cette particularité ne peut s'expliquer que par des expansions du mésoderme, lesquelles variables en étendue, ne sont certainement pas localisées toujours à la même place, chez l'animal vivant. Ils doivent disparaître d'un point de la colonne, se reproduire à un autre sous l'influence des divers degrés de contractilité.

A la même cause doit être rattachée la forme particulière qu'affecte souvent le blastopore (figures 31 et 32, planche XIII et figure I du texte) et que j'ai signalée comme n'étant pas un trait anatomique. Je l'ai d'ailleurs observée sur des embryons pourvus de huit et même de douze cloisons.

Un autre motif pour ne pas renoncer, jusqu'à présent chez les

[1] J'ai rarement observé, même sur des Hexactinies très épanouies, des colonnes dépourvues de ce genre de plissements mésodermiques.

Actinies, à la désignation de « mésoderme » c'est qu'il n'a pas encore été formellement démontré que cette couche intermédiaire n'est pas, en réalité, chez ces animaux, le premier rudiment d'un véritable mésoderme. Il me paraît certain d'ailleurs, ainsi qu'on le verra par la suite de ce travail, qu'elle joue un très grand rôle dans la formation du pharynx, des cloisons, et aussi, fait remarquable, de certaines parties (loges) de la cavité du corps.

Il ne m'a pas été possible d'observer si le mésoderme apparaissait simultanément dans toutes les parties de l'embryon, entre l'ectoderme et l'entoderme, ou bien s'il se montrait d'abord en un point particulier du pôle oral. D'après l'ensemble du développement il me semble vraisemblable que c'est ce dernier cas qui doit se produire. Parmi les plus jeunes embryons que j'ai examinés, j'ai parfois vu les parois du pharynx pourvues de trois feuillets alors que le mésoderme paraissait encore peu distinct dans la région aborale. H. V. Wilson (1888, fig. 5, planche I) a fait, avant moi, cette même observation [1].

J'aborde maintenant l'étude de coupes transversales en série faites sur des embryons dont le pharynx et les deux premières cloisons étaient au début de leur formation. Parmi ces embryons deux de *Sag. parasitica* présentaient cette particularité d'avoir été fixés par les réactifs à un moment où le blastopore n'était pas introversé. D'autres coupes transversales faites sur des embryons à blastopore plus ou moins introversé m'ont permis de m'assurer que les faits observés sur les deux précédents avaient un caractère de généralité.

Pour l'étude du développement, les coupes longitudinales d'autres embryons ne m'ont donné qu'un aide médiocre car il est impossible d'orienter ces derniers de manière à faire suivre aux coupes un plan perpendiculaire à celui de direction sur lequel d'ailleurs le pharynx

[1] Pour Jourdan, chez l'*Actinia equina* la couche moyenne provient de l'endoderme. H. V. Wilson, chez *Manicina areolata* admet qu'elle est formée par une secrétion des deux feuillets primitifs. — A. Goette (1897) sur *Cereactis aurantiaca* ne signale pas de couche moyenne à la période de formation du pharynx. — Appellöf (1900), chez *Urticina*, de même que H. V. Wilson admet que cette couche est formée par une secrétion des deux autres feuillets et il ajoute qu'elle n'est pas le résultat d'une transformation cellulaire (Umwandlung der Zellen).

n'est pas toujours exactement situé. Cependant, ces coupes longitudinales, ainsi qu'on le voit par les figures 31 et 32 de la planche XIII et figure I du texte, en passant par le blastopore et le canal pharyngien, mettent bien en évidence à ce niveau une sorte de bifurcation de la lame mésodermique. Une des branches de cette bifurcation prolonge vers le haut l'ouverture blastoporique. l'autre inclinée vers le bas constitue le pharynx qui, nous le verrons, est formé en même temps que les cloisons primitives. J'ai expliqué plus haut que le prolongement blastoporique du mésoderme n'est qu'une simple expansion non permanente de cette couche.

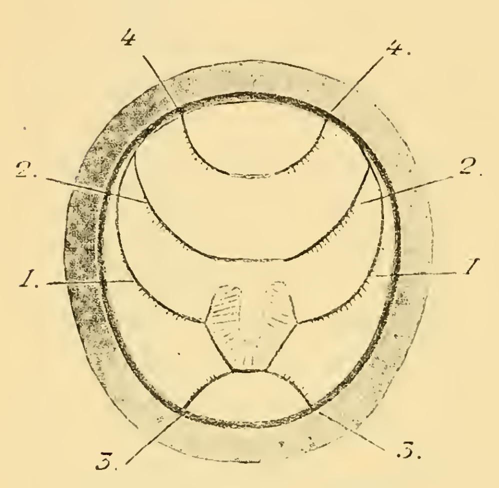


Fig. III.— Coupe transversale schématique.

Les figures 1 à 14, planche XII et 33 à 51, planches XIII et XIV, se rapportent aux deux embryons à blastopore non introversé. Leur corps plus allongé que celui des spécimens de même âge mesurait huit dixièmes de millimètre. Leur pharynx était revêtu intérieurement par l'ectoderme. Il semblerait donc que cette couche cellulaire se soit invaginée avant le blastopore. si chez nos deux embryons, de même que celui qui est figuré en 31, planche XIII, le blastopore n'avait subi une extroversion secondaire résultant d'un épanouissement exagéré comparable à celui qui chez les Actinies adultes, cause parfois le rejet du pharynx tout entier.

Le schéma, figure III du texte, dessiné d'après l'ensemble des coupes transversales de ce travail, représente, sur un embryon très jeune, le pharynx excentrique et les huit premières cloisons en projection verticale.

La structure des deux embryons, de même que celle de tous ceux qui sont à la période succédant immédiatement au stade planula n'était pas symétrique par suite des trois particularités suivantes :

1° L'ouverture du blastopore, ainsi que l'a déjà signalé Appellöf sur les planules d'*Actinia equina*, n'est pas centrale ; elle est plus rapprochée du côté qui est désigné comme ventral chez les Héxactinies. 2° La cavité du corps est inégalement développée. Dans sa partie supérieure elle est plus large du côté dorsal que du côté ventral. 3° Non seulement le blastopore est excentrique, mais il est situé plus bas que le sommet de l'extrémité apicale de l'embryon. Ce sommet est placé du côté dorsal, correspondant ainsi à la partie de la cavité du corps qui est la plus développée.

Ainsi que me l'ont démontré les changements de forme, fréquents chez les embryons, le blastopore peut s'enfoncer mais aussi proéminer. Dans ce dernier état, le mésoderme de l'orifice s'allonge d'une manière variable, de sorte qu'il prend la forme représentée par la figure 31 planche XIII et figure I du texte et qui rappelle le cône buccal des Hydraires[1].

En examinant les séries de coupes transversales pratiquées du pôle oral au pôle aboral figures 1 à 14 planche XII et figures 33 à 51. planches XIII et XIV, on verra qu'elles passent en premier lieu par le revêtement ectodermique de la bouche et ensuite par le niveau correspondant à la partie dorsale du mésoderme. Cette partie sera, en un point, traversée à l'exclusion de la partie ventrale, car, ainsi que cela a été dit précédemment, la paroi y est plus haute que du côté opposé. On l'apercevra figure 3, planche XII, et figure 34, planche XIII, sous forme d'une demie-circonférence. Plus bas, figure 5, planche XII, et figure 37, planche XIII, les coupes transver-

[1] D'après ce que j'ai exposé plus haut, il n'y a là, qu'une apparence de cône buccal. L'orifice blastoporique s'est allongé par suite d'une expansion momentanée du mésoderme ; cet allongement ne constitue pas une particularité anatomique permanente. Elle le serait qu'elle ne pourrait être homologue au cône buccal des Hydraires car elle est revêtue intérieurement par l'ectoderme. Elle ne pourrait être homologue qu'au manubrium du Scyphistome si toutefois cet organe est véritablement tapissé d'ectoderme ?

sales atteignent les cloisons primitives. Pour pouvoir mieux interpréter ces préparations et les suivantes, et montrer comment ces cloisons, à ce niveau même, sont formées en même temps que le pharynx, il me faut avoir recours à l'examen de deux autres embryons un peu moins extroversés que les précédents. La figure IV du texte se rapporte à celui de ces embryons dont le développement était le moins avancé car il ne présentait aucune trace des bords libres et flottants des cloisons primitives. Il montre que le pharynx n'est pas constitué dès l'origine par un conduit tubulaire, mais que la partie mésodermique de ce conduit est en forme de gouttière. On retrouve cette gouttière chez l'adulte, c'est le siphonoglyphe ventral qui existe unique aussi et remarquablement développé chez le *Peachia*, tandis que dans la plupart des autres espèces d'Hexactinies il en existe deux : un ventral et un dorsal[1].



Fig. IV. — Siphonoglyphe ventral, origine du pharynx.

Sur cette figure IV on aperçoit donc le pharynx, du côté ventral de l'embryon, sous forme d'une saillie extérieure de la paroi mésodermique. Cette saillie semble résulter de deux plissements latéraux



Fig. V. Fig. VI. Fig. VII.

[1] Chez le *Peachia hastata* l'extrémité supérieure du siphonoglyphe (**1895**, pl. XII) irrégulièrement lobée, se prolonge au-dessus du disque oro-tentaculaire, et sa partie pharyngienne (**1895**, pl. IX, fig. 1) forme du côté ventral de la cavité, un organe presque distinct du canal pharyngien. Cet organe s'ouvre d'ailleurs isolément à l'extérieur et dans la cavité du corps. Chez les Edwardsies, le siphonoglyphe ventral est un peu plus développé que le dorsal. Il en est de même chez les Zoantides. Enfin, comme on sait, chez les Cérianthides il existe un long siphonoglyphe qui, lui aussi, est ventral, (**1895**, fig. 4, pl. VI et page 229, fig. 27).

qui sont eux-mêmes les premiers rudiments du couple I-I. Du côté intérieur, c'est-à-dire dans la cavité du corps, la partie concave de la saillie mésodermique forme le siphonoglyphe. Cet organe est tapissé d'ectoderme, mais cet ectoderme uni à l'endoderme forme, au niveau où la coupe a été pratiquée, c'est-à-dire à la partie supérieure du pôle oral, un vrai tube pharyngien. Il me paraît vraisemblable qu'il n'en était pas ainsi à l'origine et les figures suivantes du texte : figures V, VI et VII me paraissent démontrer que l'ectoderme devait ainsi que le mésoderme, ne former qu'une gouttière aux bords de laquelle l'endoderme se recourbait en dehors.

Les figures V. VI et VII reproduisent des coupes faites sur un embryon un peu plus âgé.

La figure V montre que le siphonoglyphe s'élargit et en même temps les plissements latéraux devenus plus profonds ne présentent plus les mêmes rapports que dans la figure IV. On remarquera qu'en arrière de chacun de ces deux plissements et dans l'épaisseur du mésoderme de la paroi il existe une lacune triangulaire dont les limites sont formées dorsalement (en haut du triangle) par une des cloisons du couple I-I ; en dedans par le pharynx ; ventralement (dans le bas du triangle) par le mésoderme de la paroi du corps. Ainsi que dans l'embryon précédent (fig. VI) les bords du siphonoglyphe sont en contact par l'intermédiaire de l'endoderme constituant ainsi un canal à calibre à peu près cylindrique, début d'un pharynx dont la paroi mésodermique est encore ouverte du côté dorsal.

Dans la figure VI, les lacunes triangulaires se sont agrandies, les cloisons I-I se dessinent plus nettement et se sont allongées progressivement du côté ventral vers le côté dorsal. Le revêtement ectodermique et endodermique du canal pharyngien s'est ouvert de ce même côté dorsal, de sorte que le siphonoglyphe de l'embryon est à ce niveau, tout à fait comparable à celui du *Peachia* dans sa partie sous-pharyngienne.

Plus bas cet organe ne sera plus en contact avec le côté ventral

de la paroi, il diminuera peu à peu de volume et en même temps son revêtement ectodermique deviendra difficile à délimiter. Il disparaîtra même complètement pour céder la place à l'endoderme. L'endoderme tapissera donc toute la cavité du corps mais en conservant encore sur une certaine longueur, du côté ventral, une forme en croissant qui est celle du siphonoglyphe très ouvert. Ce croissant présente sur des embryons plus âgés (fig. 68 et 77, pl. XV), un tel volume qu'il remplit presque toute la cavité du corps.

A un niveau inférieur à celui qui est représenté par la figure VI, la figure VII démontre que les attaches pariétales du couple I-I se sont de plus en plus éloignées du côté ventral de l'embryon ; elles se sont rapprochées du milieu des parties latérales. Ces cloisons sont devenues très étroites, le mésoderme du siphonoglyphe a disparu ; enfin, sur des coupes plus rapprochées de l'extrémité inférieure de l'embryon et non figurées ici, mais semblables à la coupe 69, planche XV, le croissant endodermique tend à diminuer de volume. On remarquera qu'il existe à ce niveau une particularité importante dont il n'y a aucune trace dans les coupes précédentes. Elle consiste en ce que du côté ventral, en arrière du croissant, deux petites baies sont creusées dans l'endoderme pariétal, elles correspondent aux attaches du couple III-III. Sur d'autres embryons plus âgés, j'ai trouvé des vestiges semblables appartenant aux couples II-II et IV-IV.

Enfin, beaucoup plus près du pôle aboral, la cavité de l'embryon à peu près régulièrement cylindrique ne présente aucune trace des cloisons ; elle y est toujours revêtue d'endoderme et remplie de cellules de nutrition.

Je reviens à l'examen, là où je l'avais interrompu, des deux embryons figurés de 1 à 14, planche XII, et de 33 à 51 planches XIII et XIV. Ils présentent un degré de développement plus avancé que ceux dont il vient d'être question, car la paroi mésodermique du pharynx y apparaît non comme une gouttière mais comme un canal

cylindrique. En outre, on y trouve des rudiments des quatre couples de cloisons primitives.

Les coupes appartenant au premier de ces deux embryons ont été colorées au kernschwartz, tandis que celles du second le furent par la safranine formolée. C'est je crois, à cette circonstance que l'origine du couple I-I se montre moins nette sur les figures de la planche XII que sur celles de la planche XIII et XIV, car tandis que la safranine colore plus vivement le mésoderme que les cellules, le kernschwartz donne, comme on sait, une teinte presque uniforme à tous les détails.

Dans la figure 39 planche XIII on retrouve de chaque côté du pharynx les deux espaces triangulaires que j'ai décrits précédemment. On y voit en outre que les bords de la partie mésodermique du siphonoglyphe primitif se sont soudés de manière à former le canal pharyngien. Dans ces préparations l'endoderme n'était pas distinct des cellules de nutrition. L'ectoderme pharyngien, formé de cellules implantées perpendiculairement au mésoderme était au contraire très reconnaissable. De même que chez l'adulte je n'y ai pas trouvé de nématocystes. On remarquera dans cette figure 39, que l'axe de la bouche est perpendiculaire au plan dorso-ventral, tandis que l'inverse se voit dans les figures 1 à 8 de la planche XII. Plus bas, figures 9, 10, 11, l'axe de la bouche, de même que chez l'embryon figuré planche XIII, redevient perpendiculaire au plan ventro-dorsal. J'ignore la cause de ces différences d'orientation. Peut-être doit-on les attribuer à ce que l'un des deux plissements latéraux origines du pharynx et des cloisons I, I, s'est produit plus hâtivement d'un côté que de l'autre? Toujours ou presque toujours en effet une de ces deux cloisons est plus développée que celle du côté opposé.

Les descriptions précédentes, bien que montrant clairement que le couple primitif de cloisons I, I, en se formant au côté ventral de l'embryon, s'est développé concurremment avec le siphonoglyphe primitif, premier rudiment du pharynx, sont insuffisantes cependant pour donner une idée complète de l'origine de ce couple; car il reste à déterminer plus exactement (ce à quoi je n'ai pu parvenir),

le mode de formation des deux espaces triangulaires. Peut-être se sont-ils formés dans l'épaisseur de la paroi mésodermique, par un processus semblable à celui que je décrirai au sujet de l'origine des couples III-III, IV-IV et de celle des paires de cloisons? En tous cas, bien que le siphonoglyphe primitif et les deux premières cloisons se soient formées au sommet de la paroi invaginée, il ne me paraît pas bien évident que cette formation soit connexe avec l'invagination du pôle oral.

Parmi les embryons introversés, figures 58 à 81 (ce sont les plus nombreux) que j'ai examinés, les uns possédaient quatre, six ou huit cloisons, d'où il était impossible de discerner si l'état où ils se trouvaient avait pour cause soit la rétraction de ces cloisons, soit la marche normale du développement, soit ces deux causes à la fois. Les autres embryons introversés ne possédaient pas encore de cloisons et dans ce cas leur introversion provenait nécessairement d'un phénomène embryogénique. Cette introversion embryogénique a donc précédé ou peut-être aussi accompagné, la formation du siphonoglyphe et du premier couple.

On peut se demander si le revêtement ectodermique des parois du pharynx et celui (entéroïde) des bords libres des cloisons a bien été la conséquence de l'introversion embryogénique. Les cloisons primitives en effet, non seulement chez l'embryon mais aussi chez l'adulte se prolongent graduellement vers le bas tout en conservant leur bandelette ectodermique. Il me semble que ce fait est attribuable aussi bien à un phénomène de croissance qu'à un phénomène de développement. Il en a été sans doute de même pour le pharynx qui, en même temps que les cloisons, s'accroît du pôle oral vers le pôle aboral.

En ce qui concerne la formation bandelette ectodermique des bords libres des cloisons appelées secondaires, on ne peut, en tous cas, faire intervenir l'invagination seule du pôle oral. Ces cloisons en effet naissent relativement assez tard (après les douze premières) et à distance du pharynx, sans aucun rapport par conséquent avec l'ectoderme. Ce n'est que secondairement en se prolongeant vers le bas, d'abord sous le disque buccal et ensuite le long de la surface externe

(face endodermale) du pharynx jusqu'à l'extrémité inférieure de celui-ci que ces cloisons arriveront au contact de l'ectoderme. En cet endroit leurs bords internes deviennent libres dans la cavité en se revêtant sous forme d'une entéroïde ou de partie d'entéroïde d'une bandelette ectodermique qui est une prolongation, par accroissement du revêtement ectodermique pharyngien.

Terminaison inférieure du couple I — I et du couple II — II. Obliquité ventro-dorsale de ces couples.

Couple I—I. — En décrivant les coupes figurées dans le texte figure IV, V, VI, VII, j'ai montré que les cloisons I-I apparaissaient sur les côtés du siphonoglyphe et que très étroites à leur point d'origine, elles s'élargissaient peu à peu à mesure que leurs attaches pariétales s'éloignaient de la partie ventrale de la paroi. Sur les deux autres embryons plus âgés, figures 1 à 14, planche XII, et 33 à 51, planche XIII, dont j'ai dans le paragraphe précédent commencé la description, les attaches pariétales se prolongent beaucoup plus bas et tout en continuant à s'éloigner graduellement du pharynx (côté ventral) elles vont se rapprocher du côté dorsal. Ces cloisons sont donc obliques par rapport à l'axe oro-aboral des embryons. C'est à la description de cette particularité remarquable qu'est consacré ce paragraphe.

Planche XII, fig. I à 14[1]. — Le couple I-I n'est bien visible qu'à partir de la figure 9. Les cloisons n'y sont plus en contact avec le pharynx qui à ce niveau n'a conservé que la partie ventrale de lame mésodermique. Ce qui subsiste de cette lame paraît représenter la partie médiane d'un arc de cercle dont l'ensemble aurait constitué, à un niveau plus rapproché du pôle oral les deux cloisons primitives soudées (comparez avec la fig. 39, pl. XIII). Plus bas dans les figures 10, 11, 12 de la planche I, les cloisons I-I ont passé de la partie ventrale à la partie dorsale de l'embryon. En même temps que leurs

[1] De même que dans la planche XIII, figures 33 à 51, je n'ai représenté que les coupes les plus importantes; les différences de diamètre qui existent d'une coupe à l'autre peuvent donner une idée approximative des longueurs relatives des intervalles séparant les différents niveaux où les coupes figurées ont été faites.

points d'attaches à la paroi deviennent plus voisins, leurs bords libres bientôt en contact se soudent dans la figure 13; puis ces cloisons devenant de plus en plus étroites finissent par se confondre avec la paroi en un point correspondant exactement au milieu de l'intervalle qui chez les embryons à huit cloisons est occupé par la loge dorsale de direction.

Planche XIII. — Les coupes (fig. 33 à 51) montrent des détails qui ne se trouvent pas chez l'embryon de la planche XII. Dans la partie ventrale, (fig, 43 et 44) l'endoderme pariétal devient distinct de la masse cellulaire qui partout ailleurs remplit la cavité du corps et on y remarque une particularité que j'ai déjà signalée chez un autre embryon (fig. VII du texte). Il s'agit des deux petites indentations situées exactement aux places qui, chez des embryons plus âgés (fig. 52, pl. XIV) sont occupées par les cloisons du couple III-III. A ce niveau on ne voit aucun vestige de la lame mésodermique qui constituait ce couple ; cependant celui-ci devait exister vers le sommet de l'embryon sous la forme que je décrirai plus loin.

Quant au couple I-I dont j'ai décrit la mode de formation tel qu'il apparaît jusqu'à la figure 40, il présente à mesure qu'on l'examine à un niveau de plus en plus bas la même direction oblique que j'ai signalée en décrivant les coupes inférieures de l'embryon de la planche XII, (fig. 1 à 14). De même que dans ce dernier, les attaches pariétales du couple I-I se rapprochent peu à peu l'une de l'autre (fig. 44 à 48), se soudent par leurs bords libres (fig. 49), de manière à former un arc qui diminue peu à peu de surface jusqu'à disparaître, pourrait-on dire, dans la partie de la paroi qui correspond exactement, chez des embryons plus âgés, à la loge de direction (fig. 50 et 51). De même aussi que dans l'embryon de la planche XII, la partie inférieure de la cavité du corps, sur une étendue qui équivaut à environ le cinquième de sa longueur ne présente aucune trace de cloisons.

Il résulte donc de l'étude précédente que chez ces embryons qui tous deux ont été coupés transversalement en série, suivant une direction exactement perpendiculaire à l'axe longitudinal du corps,

les cloisons I-I ont une direction oblique à cet axe. Cette obliquité est orientée de telle sorte que prenant son origine en haut, du côté ventral, elle se termine inférieurement sur la paroi opposée, c'est-à-dire, du côté dorsal.

Couple II—II. — Les résultats de mes recherches sont moins précis au sujet de ce couple dont on ne trouve aucune trace dans l'embryon de la planche XII. Au côté dorsal de la coupe 4, de cette planche, on voit apparaître les rudiments de deux cloisons, mais elles me semblent devoir appartenir au couple IV-IV.

Dans les figures 35, 36, 37, de la planche XIII on peut encore plus nettement distinguer les indices de ces mêmes cloisons IV-IV. Ce n'est que par l'examen d'une succession de coupes faites à un niveau correspondant aux figures 45 et 46 qu'il m'a été possible de trouver la terminaison inférieure du couple II-II. Dans cette région, ces cloisons au lieu de s'attacher directement à la paroi du corps se confondaient par leurs extrémités inférieures avec les cloisons I-I un peu avant que ces dernières aient atteint le milieu de la partie dorsale de l'embryon (fig. du texte III). On voit donc que le couple II-II suit à peu près la même direction que le couple I I. Ces quatre cloisons primitives sont donc obliques de haut en bas et dans le sens ventro-dorsal. Nous verrons plus loin que le couple IV-IV et le couple III-III ont également chez l'embryon très jeune une direction oblique avec cette différence que le dernier couple (III-III) aurait plutôt une direction inverse de celle des trois couples précédents, c'est-à-dire, dorso-ventrale. Nous verrons aussi que la formation, au pôle oral du couple II-II, formation qui est en partie indiquée par la figure 23 de la planche XII ne diffère probablement pas de celle des quatre dernières cloisons primitives : IV-IV et III-III.

A la base d'un embryon beaucoup plus développé que ceux dont il vient d'être question, j'ai trouvé une disposition des cloisons dont la signification est éclaircie par la connaissance des faits qui précèdent Les figures 54, 55, 56 et 57 de la planche XIV montrent ces cloisons sur des coupes transversales pratiquées un peu au-dessus de l'extrémité

inférieure d'un embryon qui au niveau du pharynx était pourvu de douze cloisons (fig. 52 et 53). On y voit (fig. 55) les cloisons I-I soudées[1] par leurs bords libres et se rapprochant un peu du côté dorsal de la cavité.

Dans les coupes 54 et 55 le couple de direction dorsal IV-IV tend à disparaître dans le mésoderme de la paroi et le couple II-II se rapproche du couple précédent. Dans ces mêmes figures le couple I-I d'abord placé auprès de la loge de direction centrale III-III, situation qu'il avait conservée depuis la région pharyngienne, figures 52 et 53, se soude par ses bords libres (fig. 55), de même que chez les embryons décrits précédemment figure 13, pl. XII et figures 49 et 50, planche XIV. En même temps, le couple I-I se rapproche du couple II-II très rudimentaire et qui lui-même atteint graduellement le dos de l'embryon. Dans la figure 56, planche XIV, le couple de direction dorsal a disparu tandis que le couple II-II de même que le couple I-I continuent à se rapprocher du côté dorsal du corps. Enfin dans la figure 57, c'est au tour du couple II-II à disparaître et il ne subsiste au fond de la cavité de l'embryon que le couple I-I qui de plus en plus s'est avancé vers le point où toutes les autres cloisons se sont terminées.

Nous retrouvons ainsi sur un embryon à douze cloisons des particularités qui confirment la direction oblique des cloisons primitives. Je dois cependant faire remarquer que cette obliquité ne se montre ici qu'à l'extrémité inférieure, au fond même de la cavité embryonnaire, tandis que sur les embryons figurés planche XII et planche XIII, elle se manifeste au moins pour le couple I-I dès le point ventral d'origine de ces cloisons. En rapprochant cette remarque de ce fait

[1] La soudure par couples des cloisons primitives, à leurs extrémités inférieures est une particularité qu'il est assez rare de rencontrer. Elle ne présente pas toujours une disposition semblable à celle que je décris ici. On l'a déjà mentionnée ; c'est ainsi qu'Hertwig (**1882**), a observé que parmi les douze cloisons d'un spécimen d'*Halcampa clavus*, deux, symétriquement placées de part et d'autre de la cavité, étaient réunies de telle manière qu'elles formaient une paroi séparant quatre cloisons d'un côté et six de l'autre. A. Goette (**1897**) text. figure 9, décrit une larve de *Cereactis* avec six cloisons (trois des quatres couples primitifs) soudés à la base deux à deux par leurs bords libres.

que chez les Actinies adultes il n'existe aucun vestige de l'obliquité du couple I-I ni du couple II-II, on doit en conclure qu'elle disparaît graduellement à mesure que le corps de l'embryon s'accroît. J'ai d'ailleurs exposé plus haut que l'embryon, après la phase planule, prenait un accroissement beaucoup plus considérable dans la région dorsale que dans la région ventrale. Cette différence de proportions a certainement pour effet, d'abord de diminuer, puis finalement de redresser complètement la courbure oblique que décrivent les attaches pariétales des deux premiers couples primitifs.

L'obliquité des cloisons I-I et II-II me suggère une comparaison morphologique avec la disposition des septes chez certains *Tetracorallia*[1] tels que le *Streptelasma*. Les deux septes latéraux principaux de ce polypier sont, du calice à la base, obliques dans une direction vraisemblablement ventro-dorsale, et sur eux viennent se jeter les septes secondaires dorsaux. On peut supposer sans invraisemblance : que les loges primitives latérales ont été constituées par des cloisons homologues à nos cloisons I-I et II-II et que ces cloisons se sont développées dans la même période que les deux cloisons du « hanptseptum » et les deux du « gegenseptum ». Durant cette période à huit cloisons le polypier a acquis sa forme conique et oblique causée par l'obliquité même de ses cloisons I-I, II-II et de ses deux septes latéraux et il n'a conservé cette forme qu'en raison de son squelette calcaire formé à cette même période par les quatre septes principaux et la muraille. Les septes secondaires du *Streptelasma* ont en effet une direction tout autre que ces derniers. Ils sont presque verticaux et rencontrant à leur extrémité inférieure les deux septes obliques ils s'y implantent à des niveaux décroissants, sans modifier la forme primitive du polypier.

On peut admettre tout aussi vraisemblablement qu'il a existé des formes tétraradiées sans squelette chez lesquelles la formation des cloisons secondaires a modifié et redressé la forme oblique de l'embryon

[1] Recherches de Kunth sur les *Tetracorallia* exposées dans la Zoologie concrète (1901).

à huit cloisons. C'est ainsi, d'ailleurs que chez la plupart des Tetracorallia les polypiers adultes ont des septes radiairement disposés, disposition qui d'après les recherches de KUNTH est secondaire. De même, chez les embryons de *Sagartia parasitica* et *Adamsia palliata* la situation excentrique du pharynx, la direction oblique des premières cloisons disparaissent secondairement à mesure que le nombre des cloisons se multiplient. C'est ainsi que la disposition si singulière des septes latéraux du *Streptelasma* et celle des quatre premières cloisons de nos embryons d'Hexactinies se trouveraient comparables au début.

A l'origine les huit cloisons primitives sont soudées symétriquement deux à deux. — Les dimensions relatives de ces cloisons chez l'Halcampa adulte concordent-elles avec leur ordre d'apparition ?

J'ai distingué (1895) par deux dénominations différentes les douze premières cloisons de toutes celles qui naissent postérieurement. Aux premières : I-I ; II-II ; III-III; IV-IV ; V-V ; VI-VI qui, ainsi que l'a fait connaître de LACAZE-DUTHIERS apparaissent symétriquement par deux, une d'un côté et une du côté opposé du plan ventro-dorsal, j'ai donné le nom de *couples*. A toutes les autres cloisons qui d'après le même auteur[1] naissent de manière à former une nouvelle loge entre deux loges plus anciennes, mais qui plus exactement apparaissent d'abord par quatre : deux dans un interloge d'un côté, deux dans l'interloge symétriquement placé de l'autre côté du plan ventro-dorsal, j'ai donné le nom de *paires*.

La justesse de ces dénominations a été contestée (1900, 1901) et on a appelé couple ce que j'ai appelé paire et paire ce que j'ai appelé

[1] De LACAZE-DUTHIERS a le premier (1872) reconnu que les douze premières cloisons apparaissaient d'une toute autre manière que les suivantes. Pour sa démonstration il s'est basé sur le développement des loges et des tentacules. Il ne faisait pas la distinction que j'ai établie plus tard (1895) entre les tentacules loculaires et les tentacules interloculaires, entre les loges et les interloges. Cette distinction permet de discerner beaucoup plus facilement le développement des ordres de cloisons et des cycles de tentacules.

couple. Je ne puis accepter cette transposition d'expressions ; elle ne me paraît fondée sur aucun motif probant, car si mes recherches ne m'ont donné jusqu'à présent, qu'une connaissance incomplète du mode de formation des cloisons V-V et VI-VI [1], je montrerai cependant que le développement des huit cloisons primitives, *par couple*, paraît-être tout à fait homologue à celui de toutes les cloisons qui naissent *par paires*. Il en résulte que les mots : couples et paires pourraient s'appliquer aussi bien aux unes qu'aux autres, mais pour établir une distinction nécessaire et faute de dénominations meilleures il m'a fallu les adopter, en réservant le mot *couple* aux douze cloisons primitives associées deux par deux dès leur origine, et le mot *paire* pour toutes les cloisons qui naissent ultérieurement et qui dès leur naissance aussi sont associées deux par deux.

Les coupes figurées de 15 à 26 planche XII, se rapportent à un embryon d'*Adamsia palliata* chez lequel les cloisons IV-IV apparaissent comme réunies par leurs bords libres de manière à figurer un arc relativement petit au pôle oral mais qui va en augmentant d'étendue jusqu'à la coupe 23 où les deux cloisons se séparent. Dans cette coupe 23 faite à la partie inférieure du pharynx, ce sont les cloisons du couple II-II qui réunies offrent à leur tour l'aspect d'un arc. Il semblerait qu'elles sont soudées l'une à l'autre par l'intermédiaire de la portion qui manque dorsalement au pharynx entr'ouvert.

Déjà dans la description d'embryons extroversés figurés dans le texte (figures V, VI, VII), j'ai signalé que les deux cloisons I-I étaient comme réunies à leur origine par l'intermédiaire du siphonoglyphe primitif et qu'à leur terminaison inférieure figure 13, planche XII et 49, 50, planche XIV elles se réunissaient de nouveau en forme d'arc. Sur un embryon d'*Adamsia palliata* à huit cloisons

[1] Pour les couples V-V et VI-VI les définitions des léxicologues me semblent plutôt justifier le choix du mot couple ; c'est ainsi que d'après Bescherelle *couple* se dit de deux choses de la même espèce mises accidentellement ensemble sans aucun autre rapport que celui de cet assemblage. *Paire* se dit de deux choses de la même espèce mises ou jointes ensemble.

figures 80 et 81, planche XV le couple I-I est également soudé en arc sur une certaine longueur immédiatement au-dessous du pharynx où il prolonge le siphonoglyphe primitif. Enfin sur les coupes 79 et 80 de la même planche XV on retrouve encore la réunion en arc à la partie supérieure du couple III-III. On voit donc par ces exemples que la réunion en arc et par couple, peut exister chez les huit cloisons primitives sans exception.

Cette disposition chez les embryons à huit cloisons est certainement anormale mais non tératologique ; elle n'est pas fréquente et elle est même, à ma connaissance, tout à fait exceptionnelle chez l'adulte[1]. Il ne m'aurait donc pas été possible de la considérer comme très importante si je n'avais acquis la certitude, du moins en ce qui concerne les couples III-III et IV-IV, qu'elle résultait de la persistance d'une particularité de développement qui se retrouve dans le mode d'apparition des paires de cloisons. Bien que ne possédant pas la même certitude au sujet de l'origine des couples I-I et II-II, je crois cependant, qu'en raison de l'existence chez eux de la même disposition en arc, pouvoir aussi leur attribuer avec vraisemblance un mode de formation identique à celui que j'exposerai plus loin pour les couples III-III et IV-IV.

Le schéma, figure VIII, déjà reproduit, est destiné à rendre plus claires les considérations précédentes. C'est ainsi que le couple I-I serait né en même temps que le siphonoglyphe primitif formant le milieu de l'arc. Le couple II-II apparaîtrait ensuite, transformant ainsi en canal le siphonoglyphe ouvert dorsalement.

La formation du couple III-III et du couple IV-IV, bien qu'appartenant au stade 8, étant, je viens de le dire, identique à celle des paires de cloisons, j'en ferai la description dans un même paragraphe. Maintenant, pour me conformer à l'ordre du développement je dois d'abord m'occuper du disque oro-ventaculaire et de la naissance du couple V-V et VI-VI par laquelle l'embryon atteint le stade 12. Après ce stade, ainsi que l'a montré de Lacaze-Duthiers, les cloisons n'apparaîtront pas par couples, mais par paires.

[1] Voir la note p. 380 au sujet de l'*Halcampa clavus* adulte.

Il me faut cependant, avant d'aborder ces questions faire quelques remarques au sujet de l'ordre d'apparition des huit cloisons primitives, ordre que jusqu'à présent j'avais considéré avec d'autres auteurs, comme concordant absolument avec l'ordre de grandeur, avec les dimensions relatives de ces mêmes cloisons chez l'embryon.

Mes recherches sur l'*Halcampa chrysantellum* adulte (**1895**) ont en effet démontré[1] que les longueurs relatives de ses couples correspondent exactement à un ordre de naissance semblable à celui que Wilson et Mac Murrich ont attribué aux couples des embryons de *Manicinia areolata* et de *Rodactis Sanct-Thomæ*[2] et j'en avais conclu que les cloisons primitives de l'*H. chrysantellum* étaient apparues dans le même ordre. Mais l'étude présente du développement de *Sagartia parasitica* et d'*Adamsia palliata* m'a conduit à considérer les longueurs et grandeurs relatives des couples comme pouvant résulter, non pas de l'âge de ses couples, mais de leur situation originelle par rapport à celle du

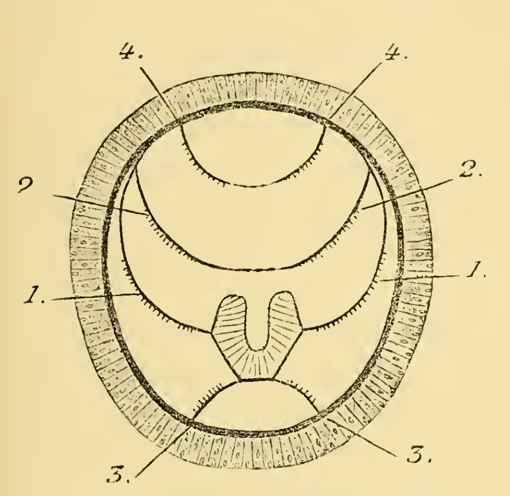


Fig. VIII. — Coupe transversale schématique.

[1] Par la figure 21, 5 (**1900**), Bourne confirme, au moins pour les huit premières cloisons, la disposition que j'avais antérieurement (**1890**), signalée chez *Halcampa*.

[2] C'est par erreur que, d'après la figure 40 B. de Korschelt et Heider (**1890**), j'ai écrit dans mon premier travail que Mac Murrich avait trouvé cet ordre chez *Aulactinia stelloïdes*.

D'après Appellöf (**1900**), j'aurai attribué à Boveri (**1889**), l'indication d'un ordre de succession des cloisons qu'il n'aurait pas observé. Si j'ai fait une erreur à ce sujet, elle est due au texte même, peu précis, de la légende de la planche XXII de Boveri : « ..... Die arabischen Ziffern an den Septen bezeichnen die beobachtete oder muthmassliche Entstehungfolge derselben ». La figure 15 de la planche XXII se rapporte à cette légende, elle représente une coupe de larve de *Cereactis aurantiaca* dont les cloisons sont numérotées suivant l'ordre d'apparition signalée par de Lacaze-Duthiers.

pharynx, lequel ainsi que cela a été montré plus haut n'est pas primitivement placé au centre du pôle oral. Cette situation excentrique déjà signalée comme secondaire par Wilson et comme primitive par Appellöf, n'est peut-être pas encore l'unique cause de la différence de dimensions entre les quatre couples primitifs car il faut aussi considérer que le développement du côté dorsal, plus hâtif et plus considérable que celui du côté ventral a probablement produit, au début de leur développement un allongement du diamètre antéro-postérieur. On conçoit que cette ovalisation de la cavité de l'embryon ait pu modifier la largeur et conséquemment les longueurs des cloisons dans des proportions qui ont été conservées chez l'Halcampa (voir figure VIII). On s'explique en outre que les couples III-III et IV-IV placés aux extrémités de l'axe, ayant moins d'espace pour s'étendre, aient des dimensions plus réduites que les quatre autres cloisons primitives.

Cette interprétation de la disposition embryonnaire des cloisons chez *Halcampa chrysantellum* peut être acceptée d'autant mieux que ni chez *Sagartia parasitica*, ni chez *Adamsia palliata* il ne m'a été possible, en dehors du couple I-I qui est le premier apparu et du couple III-III qui me paraît être le dernier, de constater un ordre de succession bien fixe. Aussi est-il admissible que les huit cloisons primitives apparaissent presque en même temps, comme le soutient Appellöf.

La présence des huit cloisons primitives constitue le stade 8 appelé aussi « stade *Edwardsia.* » J'ai cependant montré (**1895**) que chez l'*Edwardsia Beautempsi* et *Edw. Adeneasis,* en outre des huit cloisons primitives il existait des cloisons rudimentaires. Ces cloisons rudimentaires, en raison de leur situation sous le bord extérieur du disque oro-tentaculaire, doivent, à mon avis, naître postérieurement à la formation de ce disque ; elles ont leurs homologues chez les Hexactinies. L'expression : stade *Edwarsia* est donc impropre.

Formation du disque oro-tentaculaire.

Apparition du couple V-V et du couple VI-VI. Stàde 12 cloisons.

Les deux termes: *disque oral* et *péristome* servent indifféremment à désigner la base supérieure des Actinies. En employant le premier, on fait abstraction des cycles tentaculaires ; le second à mon avis, ne devrait être employé que pour désigner une surface relativement très petite qui s'étend autour du bourrelet buccal sans parfois présenter de limites bien distinctes, si ce n'est une coloration particulière plus ou moins vive. Je préfère la désignation de *disque oro-tentaculaire* qui a l'avantage de définir complètement la partie du corps qui chez un embryon pourvu de tentacules et chez l'adulte, s'étend tout autour de la bouche jusqu'à une limite circulaire bien distincte formée par le bord supérieur de la colonne. Chez l'adulte ce bord entoure la base du cycle le plus extérieur des tentacules, celui que j'ai montré (**1895**) comme étant formé exclusivement par tous les interloculaires.

Le *disque oro-tentaculaire* apparaît en même temps que les tentacules primitifs. Ceux-ci se montrent chez *Adamsia palliata* (**1885**) et chez *Sagartia parasitica* (**1895**), sous forme de huit saillies qui, bien que très faibles constituent par leur ensemble sur un embryon bien épanoui, un disque relativement large et plat, débordant souvent le sommet circulaire de la colonne. Chacune de ces huit saillies se prolonge en pointe et en diminuant de hauteur jusqu'à la bouche. Elles forment donc à elles seules le disque tout entier. Celui-ci s'élargit à mesure que les saillies s'accroissent en tentacules et à mesure aussi que ces derniers appendices deviennent plus nombreux. Mais il y a une distinction notable à établir entre le mode de formation du *disque oro-tentaculaire* durant le stade 8 et son mode d'accroissement lorsque ce stade subit la transformation qui conduit au stade 12. En effet, tandis qu'au début les saillies formatrices du disque, disque que l'on pourrait nommer primitif, se sont montrées presque au centre, c'est-à-dire dans le voisinage

immédiat de la bouche ; chez les embryons plus âgés, les saillies des neuvième, dizième, onzième... etc., tentacules apparaîtront en une place très différente : sous le bord du disque primitif. Au moment de leur naissance, ces saillies seront donc éloignées de la bouche par une distance égale au rayon du disque primitif.

Ce sont les saillies des neuvième et dixième, des onzième et douzième tentacules dont la naissance est à peu près simultanée avec celle des couples V-V et VI-VI, qui apparaîtront ainsi à une certaine distance de la bouche. Plus tard les saillies tentaculaires correspondant aux premières paires de cloisons apparaîtront dans les mêmes conditions. Mais tandis que ces dernières se montrent dans le milieu des interloges, les cloisons V-V naissent au côté dorsal et tout près des attaches pariétales du couple III-III. De même les cloisons VI-VI, vont naître au côté dorsal et tout près des attaches du couple I-I. Sur les embryons plus âgés, elles sont toujours placées au milieu de l'intervalle séparant les cloisons entre lesquelles elles sont apparues et dès qu'elles seront pourvues de leurs muscles unilatéraux elles constitueront, comme on sait, avec les couples I-I et II-II les quatre paires de cloisons latérales.

Mes recherches sont incomplètes au sujet du mode de développement de ces cloisons V-V et VI-VI car j'ignore si leurs lames mésodermiques ont pour origine soit les cloisons près desquelles elles naissent, soit la paroi du même corps. J'ignore aussi si le couple V-V a précédé ou suivi le couple VI-VI. En tout cas il me semble que bien que naissant une à droite et une à gauche du plan ventro-dorsal, les cloisons de ces deux couples ont un mode de formation tout particulier, très différent de celui des quatre couples primitifs et très différent aussi de celui des paires. Je suis cependant certain que, pas plus que les autres cloisons, elles ne naissent sous forme de plissements ou de refoulement du mésoderme de la paroi.

De même que les déformations de l'embryon résultant de l'invagination du pôle oral rendent difficile l'étude du développement du pharynx et des *couples;* de même celles qui sont causées par l'intro-

version du disque oro-tentaculaire sont un obstacle à l'examen du mode de formation des *paires*. Il me paraît donc utile d'exposer le mécanisme de cette introversion.

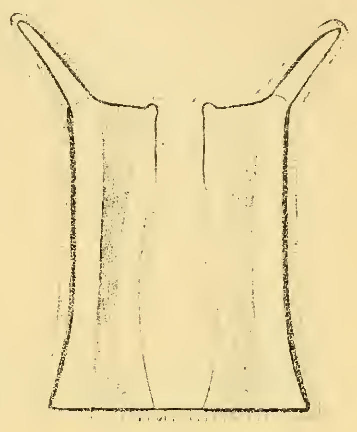


Fig. IX.

Elle est provoquée en partie par la contraction des faisceaux mésodermiques unilatéraux des cloisons, faisceaux que j'ai appelés : muscles unilatéraux ; en partie aussi par la contraction du mésoderme du disque lui-même. Les muscles unilatéraux présentent une plus grande épaisseur vers le haut des cloisons et se fixent avec celles-ci dans toute l'étendue de la surface inférieure ou endodermique du *disque oro-tentaculaire*. En se rapprochant de leur insertion inférieure, c'est-à-dire du disque pédieux, ils deviennent de moins en moins épais et les cloisons dont ils font partie pourraient êtres comparées à des aponévroses ou à des tendons, si ces cloisons n'étaient elles-mêmes contractiles dans cette région comme partout où il existe du tissu mésodermique. L'énoncé des insertions supérieures et inférieures des muscles unilatéraux suffit à expliquer comment chez les Actinies fixées, la résistance étant moindre du côté du *disque oro-tentaculaire* que du côté du disque pédieux, c'est le premier qui sera, par suite d'une contraction, attiré dans l'intérieur de la cavité du corps (fig. IX et X). La rétraction du disque sera facilitée par la rétractilité propre des tentacules et du disque lui-même, car cette rétractilité est tout à fait indépendante de celle des cloisons. Souvent, d'après mes observations, elle suffit seule à provoquer l'introversion.

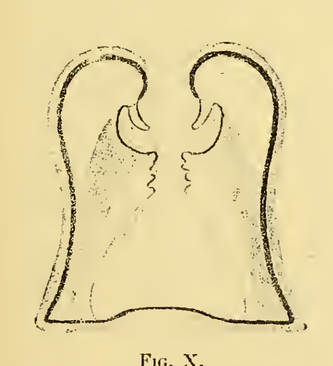


Fig. X.

Les tentacules et le *disque oro-tentaculaire* possèdent d'ailleurs une structure du mésoderme tout à fait identique. Elle est caractérisée par des plissements qui ne s'observent que du côté ectodermique. Ni la surface de la colonne, ni celle du disque pédieux ne sont pourvues de ces plissements extérieurs. Le pharynx, de même que le disque oro-tentaculaire, peut aussi se contracter isolément. Il ne contribue, en aucune façon, à produire l'introversion durant laquelle il se plisse passivement, par suite des refoulements qu'il subit de la part du disque et des cloisons.

Formation des paires de cloisons après le stade 12.

Stade **Halcampa** *ou stade à 24 cloisons. L'origine des paires est semblable à celle des couples III — III et IV — IV.*

La naissance des cloisons après le stade 12 se produit, on le sait, par paires. D'après mes recherches leur mode d'apparition est semblable à celui des couples III-III et IV-IV et vraisemblablement aussi à celui des autres couples du stade 8. Ces cloisons ne se forment pas ainsi qu'on l'admet, indépendamment l'une de l'autre et par un repli de l'endoderme contenant à son intérieur un prolongement de lame mésodermique. C'est au contraire dans l'épaisseur du mésoderme et en une même place très limitée des interloges que se montre le premier indice des deux cloisons d'une même paire.

Voici ce que j'ai observé sur des coupes pratiquées à la partie supérieure de deux *Bunodes thallia* dont deux plus jeunes paires de second ordre n'avaient pas encore achevé leur évolution[1]. Ces paires se trouvaient dans les deux interloges placées de part et d'autre de la loge ventrale de direction (fig. XI et XII du texte), c'est-à-dire dans les interloges primitives ventro-latérales. Leur naissance se fait non pas par plissement du mésoderme de la paroi mais

[1] Il me paraît utile de rappeler ici les dénominations des six loges et des six interloges primitives. Ces dénominations concordent avec celles que j'ai adoptées (**1895**), pour l'orientation des Hexactinies : deux interloges dorso-latérales, deux interloges latérales, deux interloges ventro-latérales ; une loge dorsale, deux loges dorso-latérales, deux loges ventro-latérales, une loge ventrale. Voir fig. XIII.

par la formation d'une très petite lacune dans l'épaisseur de ce mésoderme et dans la partie de la paroi qui est la partie la plus rapprochée de l'endoderme. On peut se figurer la formation de cette lacune comme étant le résultat d'un écartement, d'une sorte de dédoublement très restreint des lamelles mésodermiques. Du côté de la cavité du corps, c'est-à-dire du côté recouvert par l'endoderme, la paroi de la lacune paraît mesurer à peu près l'épaisseur relativement très faible que mesurera l'épaisseur même des futures cloisons. Cette lacune est très petite au niveau du *disque oro-tentaculaire*, mais sur les coupes en série, on la voit s'élargir graduellement vers le bas en même temps que sa partie mince recouverte d'endoderme se soulève en un arc qui fait saillie dans la cavité du corps. L'arc se rompt bientôt en son milieu et ses deux fragments constituent la paire de cloisons.

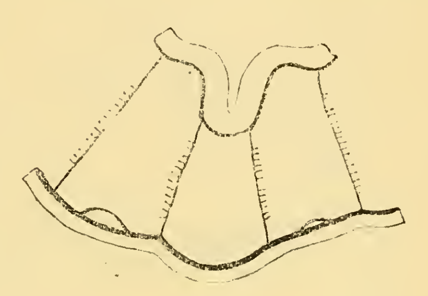


Fig. XI.

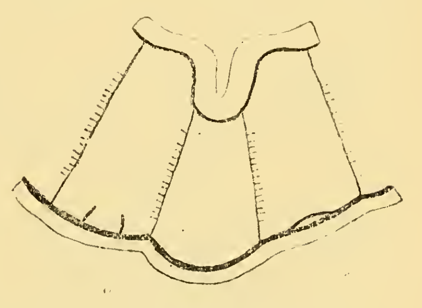


Fig. XII.

Je ferai remarquer que la réunion en arc de ces deux cloisons ne peut être attribuée à un prolongement anormal vers le bas, du calibre d'un tentacule loculaire de second cycle car il n'y avait sur le disque aucun rudiment de ce cycle tentaculaire. Le disque bien qu'appartenant à un individu à vingt-quatre cloisons était pourvu seulement des douze tentacules primitifs qui n'ont aucun rapport de continuité avec les six paires de cloisons de second ordre.

Le stade à vingt-quatre cloisons n'est pas, en effet, nécessairement déterminé par la présence de vingt-quatre tentacules car chez *Buno-*

des thallia, de même que chez *Adamsia palliata* et *Sagartia parasitica* il y a toujours un retard dans l'apparition des douze nouveaux appendices. Il en résulte qu'il y a d'abord six loges primitives prolongées en six tentacules loculaires et six loges de second ordre surmontées par les six interloculaires primitifs lesquels surmontent également les nouveaux interloges. Ce stade réprésente exactement l'état adulte de l'*Halcampa chrysanthellum*, aussi peut-il être appelé : stade *Halcampa*. C'est donc à tort que Mac Murrich a donné ce nom au stade 12.

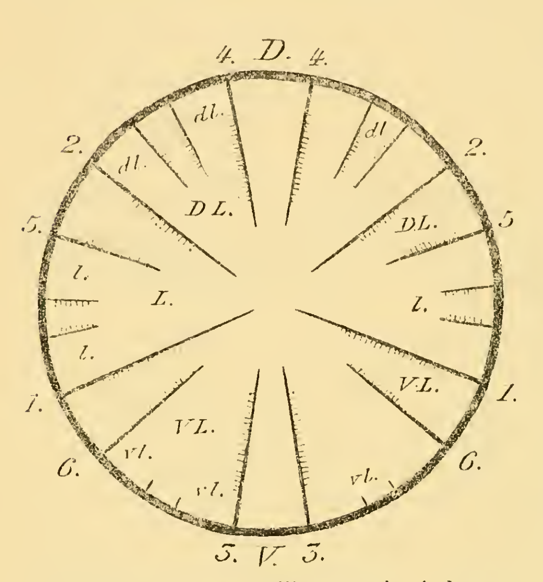


Fig. XIII. — *Bunodes thallia* au stade 24. Loges et interloges primitives. Les lettres *D*, dorsale ; *V*, ventrale ; *L*, latérale, indiquent, à gauche de la figure : les interloges primitives, et à droite : les loges primitives. Ces mêmes lettres, en petits caractères, indiquent à gauche les interloges secondaires et à droite les loges secondaires (2e ordre). Les loges de direction sont suffisamment désignées par leur situation dorsale et ventrale.

Sur un spécimen de *Peachia hastata*, fig. XIV, ayant atteint sa croissance définitive, j'ai de même que chez *Bunodes thallia* observé une disposition en arc à l'extrémité supérieure de l'une des deux paires ventrales de cloisons de second ordre.[1] Sans la connaissance des faits précédemment relatés j'aurai considéré cet arc comme résultant d'une soudure anormale n'ayant aucune signification relative à l'embryogénie des cloisons.

[1] Chez le *Peachia hastata* ces paires ne prolongent jamais en tentacules. De plus, chez cette Actinie il n'y a que quatre paires de second ordre.

Sur un *Chitonactis coronata* adulte j'ai observé une soudure véritablement anormale par l'intermédiaire des entéroïdes. Cette soudure réunissait deux cloisons appartenant à deux paires différentes de premier ordre. G. H. Parker (1897), figure 8, sur *Metridium marginatum* a figuré un cas semblable.

J'ai dit plus haut que le mode d'origine des couples III-III et du ouple IV-IV était identique à celui des paires. J'ai en effet observé sur un embryon de *Sagartia parasitica* et trois embryons d'*Adamsia palliata* que chacun de ces couples, de même que les deux plus jeunes paires de second ordre du *Bunodes thallia* apparaissait sous l'aspect d'une très petite lacune dans l'épaisseur de la couche mésodermique. La paroi de cette lacune se soulève en forme d'arc du côté endodermique et le nouveau couple succède, ainsi que les nouvelles paires, à la rupture de l'arc en son milieu. Sur un quatrième embryon d'*Adamsia palliata* dont il a été déjà question (fig. 18 à 26



Fig. XIV. — *Peachia hastata ;* coupe transversale au sommet de la colonne, montrant l'origine d'une paire de cloisons de second ordre.

pl. XII) j'ai également observé la réunion en arc du couple II-II, conjointement avec celle du couple IV-IV. La croissance des cloisons se faisant du haut en bas de l'embryon il peut arriver, ainsi que je l'ai constaté, que les deux cloisons d'une paire, séparées à la partie supérieure et à la partie moyenne du corps de l'embryon sont encore très rapprochées et même réunies en arc à la base. Il s'ensuit que, en ce qui concerne les cloisons III-III et IV-IV chez les très jeunes embryons, on peut les concevoir comme présentant à un certain moment une direction oblique par rapport au plan dorso-ventral de l'embryon.

Je n'ai examiné qu'un très petit nombre d'embryons au stade *Halcampa* dans le but de rechercher le mode d'origine des paires ; c'est sans doute pour cette raison que je n'ai observé que deux exemples de leur formation. Au sujet de l'origine des couples, sur environ soixante embryons examinés, sept seulement m'ont servi à son étude, et si sur ce nombre il y a quatre embryons d'*Adamsia*

palliata contre trois de *Sagartia parasitica*, c'est probablement parce que le stade 8 a une durée beaucoup plus grande chez cette dernière Actinie que chez la première ; ou, ce qui revient au même, parce que le développement de l'*Adamsia palliata* est plus ralentie[1].

Mais il est un autre motif qui peut expliquer le petit nombre d'exemples semblables à ceux que j'ai recueillis, c'est la difficulté d'obtenir avec l'emploi des réactifs fixateurs des embryons suffisamment extroversés. Des coupes transversales passant par le pôle oral d'embryons même très légèrement introversés seront toujours plus ou moins obliques dans cette partie où, précisément, naissent les couples. L'introversion est d'ailleurs également défavorable pour l'étude d'embryons pourvus d'un disque oro-tentaculaire car les coupes ne peuvent être exactement transversales lorsqu'elles passent par le sommet de la colonne immédiatement au-dessous du bord de ce disque, région où naissent les paires.

Il est remarquable que chez quelques Actinies ce sont seulement le second, le troisième et peut-être le quatrième ordre de paires de cloisons qui apparaissent ainsi à la partie supérieure du corps. Les paires d'ordre ultérieur doivent naître dans le voisinage ou sur le disque pédieux, lui-même car chez ces Actinies les cloisons existent en plus grand nombre près de ce disque que dans la région pharyngienne[2].

Les paires de second ordre de même que les six couples primitifs apparaissent dans un ordre particulier mais beaucoup plus facile à déterminer que pour ceux-ci. Dans mes précédentes recherches (**1895**) j'ai en effet confirmé l'exactitude du fait observé d'abord par Dixon (**1889**) et par Oscar Carlgren (**1893**) que les paires de cloisons qui

[1] Puisque les cloisons primitives (couples) se forment probablement toutes, de la même manière que les cloisons secondaires (paires), par scission du mésoderme, et puisqu'à un certain moment du développement se sont formées d'autres cavités (loges de 2e ordre), dans la paroi de la cavité du corps ; il reste à déterminer l'étendue qu'occupent, aux dépens de cette cavité, les espaces produits antérieurement par la formation des couples. — De ces considérations, il faut rapprocher celles que M. E. Van Beneden a exposé (**1897**) au sujet de l'organisation des *Cérianthes* comparée à celle des larves d'*Amphioxus*.

[2] Il se pourrait (et ceci peut faire suite à la note précédente) que les ordres de loges naissent en des points de plus en plus éloignés du pôle oral.

apparaissent après le stade 12 sont toujours plus développées du côté dorsal. J'ai également démontré que cette règle qui semblait être en contradiction avec le développement du *Tealia felina* y trouvait au contraire un appui.[1] Chez les individus de cette espèce, n'ayant pas encore atteint le terme de leur développement cloisonnaire, on voit toujours de jeunes tentacules loculaires dans la partie ventrale du disque ; c'est qu'en effet, ainsi que me l'a montré l'étude de ce développement, les paires de cloisons ventrales sont toujours les dernières nées de la formation d'un ordre dont les premiers éléments sont apparus au côté dorsal. C'est de ce côté, dans les deux interloges dorso-latérales que la croissance des deux nouvelles loges est la plus avancée; c'est ensuite dans les deux interloges latérales que deux autres loges nouvelles montrent une croissance un peu plus faible que les deux précédentes mais de beaucoup plus considérable cependant que celle de la cinquième et de la sixième loge qui naissent dans les interloges ventro-latérales. Cette croissance plus accélérée des deux paires dorso-latérales et des deux paires médianes ou latérales d'où résulte la disposition décamère du *Tealia felina* est *normale aussi bien chez cette espèce que chez toutes les Hexactinies* (voir fig. XIII). Il y a seulement cette différence que dans la plupart des espèces cette surcroissance de quatre paires sur six est moins rapide. Une preuve convaincante de cette assertion, c'est que j'ai observé un *Bunodes gemmacea* adulte, espèce bien connue pour son hexamérisme et sa régularité, dont les cloisons et les tentacules étaient par exception ordonnées par dix comme chez le *Tealia*.

Il est à signaler que cette disposition de nombre, considérée, chez le *Tealia*, comme un caractère générique de grande importance n'ait en se présentant chez le *Bunodes gemmacea* entraîné aucune des autres particularités propres à la première de ces deux espèces, telle que l'épaisseur incomparablement plus grande du mésoderme ou la présence d'un sphincter en forme de cordon annulaire. Rien dans

[1] L'explication imaginée par Boveri, reproduite et figurée par Bourne (1900) ne concorde pas avec la réalité, du moins pour le *Tealia felina*.

les caractères extérieurs, sauf la sériation hexamère des tentacules n'était modifié chez le spécimen de *Bunodes gemmacea*.

La croissance symétriquement inégale des cloisons après le stade 12, ayant lieu par deux paires, une d'un côté et une de l'autre du plan dorso-ventral il en résulte que ces cloisons semblent être apparues par quatre à la fois pour former 2+2+2 paires. De même que *pour les quatrosarcoseptes du Cérianthe il peut se produire une petite avance d'un côté sur l'autre*, fig. XI et XII.

La diminution graduelle du degré d'accroissement pour les paires dorso-latérales, latérales et ventro-latérales de second ordre se reconnaît aisément sur de jeunes individus. Cette décroissance existe aussi et dans le même sens pour les paires de troisième [1], de quatrième et probablement aussi de cinquième ordre, mais elle est difficile à reconnaître car le nombre des cloisons qui était de douze pour le second ordre est de vingt-quatre pour le troisième, de quarante-huit pour le quatrième et de quatre-vingt-dix-huit pour le cinquième. En outre il m'a semblé, d'après mes recherches sur l'*Ilyanthus parthenopeus* et le *Tealia felina* que le processus de formation, tout en restant dorso-ventral, se compliquait alors de temps d'arrêt ou plutôt de ralentissements se produisant symétriquement dans la croissance de certaines paires nées dans les interloges dorso-latérales ou ventro-dorsales[2]. Il ne m'a pas été possible, jusqu'à présent, d'observer si ces particularités étaient soumises à une loi ou bien si elles ne présentaient aucune fixité. Je suis tenté de croire que chez beaucoup d'Hexactinies, abstraction faite de toutes celles qui, à l'état adulte, échappent à toute règle de symétrie, elles sont déterminées par un processus à phases successives et régulièrement ordonnées.

[1] Von Oskar Carlgren (1897), sur *Condylactis* a observé que la formation des paires de troisième ordre présentait de même que *Tealia* une décroissance dorso-ventrale.

[2] On sait que ces interloges au nombre de six pour le second ordre, sont doublées pour le troisième ordre, quadruplées pour le quatrième ordre, etc.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

1900. APPELLÖF. Studien über Aktinien. Entwicklung. (*Bergens Museums Aarborg*, nº 1, 4 taf. und 13 text fig.).

1900. BOUTAN. Zoologie descriptive. Anatomie, histologie, des formes typiques d'Invertébrés (Actinies, par FAUROT).

1889. BOVERI (Th.). Ueber Entwicklung und Verwandtschafsbeziehungen der Aktinien. (*Zeitsch. fur wiss. Zool.*, 49 Bd).

1893. CARLGREN (Oscar). Studien über nordische Actinien. (*K. Svenska Vet. Akad. Handlingar.*, Bd. XXV).

1897. CARLGREN (Oscar). Zur Mesenterien entwicklung der Actinien. (*Öfversigt a. Kongl vetenskaps. Akad. Forhandlingar*, nº 3).

1901. DELAGE (Y.) et E. HÉROUARD. Zoologie concrète. Les Cœlentérés.

1885. FAUROT (L.). Sur l'*Adamsia palliata*. (*Comptes rendus Acad. des Sciences*).

1890. FAUROT (L.). Développement de l'*Halcampa chrysanthellum*. (*Comptes rendus Acad. Sc.*).

1895. FAUROT (L.). Études sur l'anatomie, l'histologie, et le développement des Actinies. (*Arch. Zool. Exp. et gén.* [3e], t. XIII).

1897. GOETTE (A.) (Strasbourg). Einiges uber die Entwicklung der Scyphopolypen. (*Zeitsch. für wiss. Zool.*, t. L XIII, 2, 2 taf. 25 text. fig.).

1879. HERTWIG (O. et R.). Die Actinien.

1882. HERTWIG (R). *Actiniaria*. Report on scientifics results of voyage of H. M. S. Challenger.

1902. HEIN. Entwicklung des Scyphomedusen. (*Zool. Anz*, nº 680-681).

1879. JOURDAN. Recherches anatomiques sur les Zoanthaires. (Thèse).

1890. KORSCHELT (E.) und K. HEIDER. Lehrbuch der Vergleichenden Entwicklungsgeschichte der Wirbellosen Thiere.

1872. LACAZE-DUTHIERS (DE). Développement des Coralliaires. (*Arch. Zool. exp. et gén.*, t. I).

1900. LANKESTER (E. RAY). Treatise on Zoology. Porifera and Cœlenterata. Actinies, par BOURNE.

1891. MURRICH (Mac.) Contribution on the Morphology of the Actinozoa. (*Journal of Morphology*. Vol. IV).

1897. PARKER (G. H.). The mesenteries and siphonoglyphs in *Metridium marginatum*. (*Bull. of Mus. of Comp. Zool. Harvard College*, vol. XXX, nº 5).

1897. VAN BENEDEN (E) Les Anthozoaires de la « Plankton Expedition. »

1888. WILSON (H. V.). On the development of *Manicina areolata* (*Journ. of Morphol.* Vol. II, nº 2).

EXPLICATION DES PLANCHES

Toutes les coupes figurées sont transversales sauf 31 et 32.

PLANCHE XII

Fig. 1 à 14. Embryon extroversé très jeune de *Sagartia parasitica.*
1 et 2. Orifice buccal extroversé.
3. La paroi mésodermique étant plus haute du côté dorsal, c'est de ce côté qu'elle apparaît d'abord sur les coupes.
4. La coupe traverse le prolongement oral mésodermique. Voir figure 31 de la planche XIII.
5. Le pharynx est uni ventralement par sa paroi mésodermique avec celle de l'embryon. La cavité du corps est plus développée dorsalement que du côté ventral.
6 et 7. Le pharynx se sépare de la paroi.
8. Le pharynx est devenu central.
9. Le pharynx ne conserve de paroi mésodermique que du côté ventral.
10, 11, 12, 13, 14. Les attaches pariétales des cloisons I-I s'éloignent du côté ventral et inférieurement elles se terminent du côté dorsal.
15 à 26. Embryon extroversé à huit cloisons d'*Adamsia palliata.*
15, 16 et 17. Orifice buccal extroversé.
18. Arc formé par les cloisons IV-IV à leur origine. La partie dorsale de la cavité du corps est seule à découvert sur cette coupe. Le mésoderme du pharynx se prolonge plus haut que celui de la paroi du corps.
19, 20, 21 et 22. Huit cloisons primitives. Arc formé par les cloisons IV-IV.
23. Arc formé par les cloisons II-II.
24, 25, 26. Les cloisons diminuent progressivement de largeur du sommet à la base.

PLANCHES XIII ET XIV

Fig. 27, 28, 29, 30. Coupes transversales passant par la partie supérieure d'un autre embryon extroversé à huit cloisons. *Adamsia palliata.* Le mésoderme du pharynx se prolonge plus haut que celui de la paroi du corps. Le pharynx à ce niveau, (figure 30), est en continuité par sa partie ventrale avec le mésoderme de la paroi de l'embryon.
31 et 32. Coupes longitudinales de deux embryons de *Sagartia parasitica.* Ces coupes sont à peu près perpendiculaires au plan de direction; 31 est extroversé.
33 à 51. Embryon extroversé très jeune.
33. Coupe au niveau de l'orifice buccal.
34 et 35. La paroi mésodermique du côté dorsal étant plus haute que celle du côté ventral, est traversée la première.
36 et 37. La cavité du corps est plus développée dorsalement que ventralement. Du côté ventral la paroi du pharynx fait partie de la paroi du corps.
38 et 39. Les cloisons I-I se séparent de la paroi du corps.
40, 41, 42, 43 et 44. Le pharynx s'éloigne aussi de la paroi du corps. Indices des cloisons III-III.

Fig. 45 à 51. Les insertions pariétales du couple I-I s'éloignent graduellement du côté ventral pour se rapprocher du côté dorsal. Elles s'y réunissent et s'y terminent.

52 à 57. Embryon au stade 12, *Sagartia parasitica.*

52. Arc formé par les cloisons III-III.

53. Arc formé par les cloisons IV-IV.

54 et 55. Les cloisons I-I se sont soudées et rapprochées du centre de la cavité de l'embryon.

56. Les cloisons IV-IV ont disparu. Les cloisons II-II se rapprochent du côté dorsal.

57. Les cloisons I-I se prolongent jusqu'au fond de la cavité tout en se rapprochant du côté dorsal.

PLANCHE XIV *(suite)* ET PLANCHE XV

g. 58 à 69. Embryon introversé à huit cloisons, *Sagartia parasitica.*

58 et 59. Les bords de l'introversion sont traversés. Échancrure correspondant à peu près à la place de l'une des deux cloisons I-I.

60 à 66. Les coupes mettent à découvert du côté dorsal une partie de la cavité du corps plus grande que du côté ventral. Les couples dorsaux se montrent les premiers.

66 et 67. Le nombre des cloisons est réduit à quatre I-I et III-III.

68 et 69. Prolongement inférieur en forme de croissant du siphonoglyphe primitif.

70 à 77. Embryon introversé, plus âgée que le précédent, *Sagartia parasitica.*

70 à 71. Coupes des bords de l'introversion. Ces bords sont le plus souvent échancrés sur un côté par suite du développement plus hâtif de l'une des cloisons I-I.

72 et 73. La cavité du corps est traversée d'abord en un point correspondant à l'une des deux cloisons I-I.

74. En *s* bords entrouverts du pharynx.

75 et 76. La situation des cloisons I-I et III-III peut seule, être bien déterminée.

77. Prolongement inférieur du syphonoglyphe primitir en forme de croissant.

78 à 81. Autre embryon de *Sagartia parasitica.* Coupe un peu au-dessous de l'extrémité supérieure du pharynx. La paroi ventrale de cet organe est confondue avec celle de la paroi du corps.

79. Les cloisons IV-IV, visibles dans la coupe précédente n'arrivent pas encore jusqu'à ce niveau. Arc formé par III-III.

80 et 81. Prolongement inférieur du siphonoglyphe primitif en connexion avec les cloisons I-I.

SUR UNE
NOUVELLE ESPÈCE
DU GENRE PHAGOCATA LEIDY

PAR

G. CHICHKOFF
Docent à l'Université de Sofia.

C'est en 1847 que le genre *Phagocata* a été créé par Leidy pour une Planaire, découverte et décrite sous le nom de *Planaria gracilis*, sept ans auparavant, par Haldemann (1840). Comme on le sait, c'est dans la multiplicité des pharynx que réside le caractère distinctif de ce genre dont on ne connaît jusqu'à présent qu'une seule espèce *Phagocata gracilis*. Il est vrai que Ch. Girard (1893) considère le *Planaria arethusa* Dalyell comme appartenant au genre *Phagocata* et décrit une nouvelle espèce sous le nom de *Phagocata coronata*. Hallez (1894) cependant fait remarquer que ce changement du genre pour la Planaire de Dalyell n'est pas fondé, et que *Phagocata coronata* ne serait qu'une espèce du genre *Polycelis*.

Tandis que chez tous les autres Triclades actuellement connus on ne trouve qu'un seul pharynx, *Phagocata gracilis* en possède de dix-sept à dix-neuf dont un médian et huit à neuf paires latéraux.

Autant que je sache, le *Phagocata gracilis* n'a été trouvé jusqu'à

présent qu'en Pensylvanie et au Massachusetts (Hallez, 1894, p. 172) ; du moins on n'a pas encore constaté sa présence sur notre continent européen.

Au commencement de juillet, cette année, j'ai trouvé au mont Vitocha dans un tout petit ruisseau près de Kniajevo (aux environs de Sofia), trois jeunes exemplaires d'une Planaire que je croyais être *Planaria alpina*. Quelques jours avant j'avais, en effet, observé cette dernière espèce dans le même endroit. Quelle ne fut pas ma surprise en remarquant qu'un de ces trois exemplaires possédait plusieurs pharynx !

J'étais donc en présence d'une espèce du genre *Phagocata*, sur l'identité de laquelle je ne pouvais pas me prononcer, vu que l'unique exemplaire que j'avais entre les mains n'était pas encore arrivé à l'âge adulte.

Dans le but de me procurer un nombre d'exemplaires suffisant pour la détermination de l'espèce, j'ai fait vers la seconde moitié de juillet une excursion sur le mont Vitocha, aux environs du village Dragalevtzi, où les eaux pures et courantes ne manquent pas. Et, en effet, je n'ai pas tardé à trouver la même Planaire en grande abondance dans la fontaine du monastère qui porte le nom de ce village. Depuis, je l'ai rencontrée en différentes localités du Vitocha, toujours accompagnée de *Planaria alpina*, dans les eaux de sources très pures dont la température est relativement basse. Du reste, plus loin, il sera question de la distribution de cette très intéressante Planaire que je crois être une nouvelle espèce, car elle diffère de *Phagocata gracilis* non seulement par la forme générale de son corps, mais aussi par certains caractères de son organisation interne.

Dans l'exposé qui va suivre, je n'en donnerai qu'une description préliminaire, espérant faire plus tard une étude sur son organisation anatomique et histologique, étude que j'ai déjà commencée.

Par l'organisation extérieure du corps, l'animal présente une ressemblance frappante avec le *Planaria alpina* dont il est très difficile de la distinguer sans un examen attentif. La seule différence

bien évidente réside dans les nombreux pharynx que possède notre *Phagocata* et que l'on peut voir assez nettement par transparence en examinant à l'aide d'une loupe la région pharyngienne de la face dorsale (fig. 1, ph.).

Le corps est allongé, aplati sur la face ventrale, légèrement bombé sur la face dorsale (fig. 1). Le plus grand exemplaire que j'ai pu examiner atteint une longueur de 20 mm. sur une largeur d'à peu près 3 mm. 5. La tête, plus étroite que le reste du corps, a le milieu de son bord antérieur légèrement saillant et possède deux tentacules latéraux bien développés, de forme conique et effilée, indentiques aux tentacules de *Planaria alpina*. Dans le voisinage de la tête les bords latéraux du corps se rétrécissent brusquement, formant de la sorte un cou très court, mais bien dessiné, dont la partie supérieure est occupée par les deux yeux. A partir de cette région le corps s'élargit graduellement pour atteindre sa plus grande largeur dans la région pharyngienne; en arrière il se rétrécit de nouveau jusqu'à l'extrémité postérieure qui est quelque peu acuminée et parfois même presque arrondie. Les yeux, à peine perceptibles à l'œil nu, se montrent comme deux points noirs dont chacun est placé dans la partie postérieure et interne d'une tache claire de forme elliptique; l'espace qui les sépare est un peu plus petit que la distance qu'il y a entre chaque tache aculaire et le bord correspondant latéral du corps, autrement dit, les yeux sont plus rapprochés de la ligne médiane du corps que des bords latéraux. La coloration varie du gris foncé presque noir au gris clair; les jeunes exemplaires sont d'une couleur se rapprochant du blanc de lait. La face ventrale est toujours plus pâle; il en est de même de la partie antérieure de la tête ainsi que des bords latéraux de la face dorsale. Dans la région pharyngienne de la face dorsale (fig. 1, r. ph.), les intervalles des pharynx apparaissent comme des ramifications latérales de la ligne médiane qui se distingue tout particulièrement par une coloration beaucoup plus foncée que le reste du corps. En alternance avec ces ramifications, les pharynx apparaissent par transparence également

comme des ramifications latérales, mais celles-ci sont beaucoup plus claires, isolées et assez régulièrement disposées.

L'orifice de la poche pharyngienne est situé à un peu plus que le quart postérieur de la face ventrale. L'ouverture génitale occupe le milieu de l'espace qui sépare l'orifice précité de l'extrémité postérieure du corps. Parmi les pharynx multiples chez l'animal adulte, il en est un médian et ordinairement plus grand et douze à dix-sept paires de pharynx latéraux, insérés le long de la partie interne des deux branches intestinales postérieures. Les pharynx latéraux ne sont pas tous de la même grandeur; à mesure qu'on s'éloigne du pharynx médian leur grandeur diminue graduellement, de sorte que la dernière paire qui est située un peu avant la gaine pénienne est la plus petite. La différence dans la grandeur du pharynx médian et des deux ou quatre premiers pharynx qui suivent immédiatement celui-ci, n'est pas bien évidente. Il y a même des cas où ils paraissent également développés. Non seulement les pharynx latéraux ne sont pas symétriquement développés, comme WOODWORTH (1901) l'a aussi observé chez *Phagocata gracilis*, mais ils ne sont pas du même nombre sur chacune des deux branches intestinales. Ainsi, dans dix individus observés, j'en ai trouvé deux dont l'un avait douze pharynx sur la branche droite et onze sur la branche gauche, et l'autre quatorze pharynx sur la branche droite et quinze sur la branche gauche.

Les ramifications latérales qui partent des deux côtés de la branche intestinale antérieure sont au nombre de six à sept paires. De la partie extérieure de chacune des deux branches postérieures partent de 20 à 22 ramifications. Ici, ainsi que pour la branche antérieure, les petits rameaux courts en forme d'ampoules qui s'observent entre les grandes ramifications, ne sont pas pris en considération ; du reste leur nombre, relativement limité, est très variable. Sur la partie antérieure de la face ventrale, on voit assez nettement à l'aide d'une loupe les deux ovaires et on peut même suivre, jusqu'à une certaine distance, les deux oviductes qui en partent. Sur la moitié antérieure

de la face ventrale et principalement dans la région occupée par la branche intestinale impaire, les testicules apparaissent comme de petites taches blanches. Sur la même face sont également visibles les deux cordons nerveux longitudinaux avec leurs commissures et leurs ramifications latérales ; de ces dernières j'en ai compté chez un individu jusqu'à 42 paires.

Le système génital est construit sur le type du genre *Planaria*, et dans ses traits essentiels, il présente une ressemblance frappante avec le système génital de *Planaria alpina*. La poche copulatrice, si caractéristique pour certaines Planaires, manque ici, mais il existe une disposition particulière de la gaine du pénis que l'on a déjà observée chez d'autres espèces, notamment chez *Planaria alpina*.

Par un rétrécissement qui se manifeste en arrière sur les parois de la gaine du pénis, le cloique génital se trouve partagé en deux compartiments : un antérieur ou gaine du pénis, et un postérieur qui est le cloique proprement dit. Dans la partie antérieure les parois internes de la gaine sont directement appliquées sur la base du pénis, tandis que dans la partie postérieure il y a un espace entre le pénis et sa gaine, de manière que celui-là demeure, en quelque sorte, suspendu dans l'intérieur de celui-ci (fig. 2).

Ses conduits différents longent latéralement la face ventrale du corps jusqu'à la moitié de l'organe pénien, puis ils se recourbent en angle droit, s'appliquent sur les côtés de la gaine en remontant jusqu'à la base du pénis pour s'ouvrir dans le canal de celui-ci (fig. 3).

D'après ce que l'on voit, les deux conduits, sans se réunir en un canal impair, comme cela s'observe chez beaucoup de Planaires, aboutissent séparément dans le pénis.

Les oviductes sont en connexion directe avec le canal de l'utérus (fig. 4). Ils descendent un peu plus en arrière que le pore génital, remontent ensuite et viennent déboucher par un conduit commun et très court, du côté de la face ventrale, dans le canal utérin près de l'ouverture de celui-ci dans le cloique.

Quant à la structure anatomique et histologique du pénis et de sa graine, il n'existe aucune différence entre notre *Phagocata* et *Planaria alpina*. Nous trouvons identiquement la même disposition et le même nombre de couches épithéliales et musculaires composant ces organes chez les deux espèces. La ressemblance est telle qu'il est impossible de distinguer sous le microscope les coupes faites sur *Phagocata* de celles appartenant à *Planaria alpina*. Nous avons mentionné plus haut pareille ressemblance dans l'organisation extérieure des deux espèces.

Cependant, je dois remarquer ici que chez *Planaria alpina*, depuis la région pharyngienne, le corps est graduellement rétréci en arrière, et que le pore génital est plus rapproché de la bouche, tandis que chez notre *Phagocata* le corps paraît brusquement rétréci en arrière et le pore génital est placé au milieu de l'espace entre la bouche et l'extrémité postérieure. Ajoutons encore ici que le corps de *Planaria alpina* ne dépasse pas 15 mm., tandis que, comme nous l'avons vu plus haut, le *Phagocata* peut atteindre une longueur de 20 mm.

A part ces différences insignifiantes du reste, et abstraction faite de la multiplicité des pharynx, l'animal qui nous occupe se rapproche de *Planaria alpina*, par contre, il se distingue de *Phagocata gracilis*. Voilà pourquoi je le considère comme une nouvelle espèce et je propose de la désigner sous le nom de *Phagocata cornuta* à cause de ses deux tentacules bien développés.

Comme il a été dit plus haut, *Phagocata cornuta* habite en compagnie de *Planaria alpina* les eaux des sources très pures du mont Vitocha, dont la température ne dépasse guère 8° C. Les eaux de la fontaine du monastère de Dragalevtzi où je l'ai trouvé pour la première fois en grande abondance avait, dans la seconde moitié de juillet, une température de 6°.5 C. Je l'ai rencontré également en grand nombre dans un petit ruisseau au voisinage du monastère où se jettent les eaux de plusieurs sources dont la température était de 7°.5 C. Non loin de cette localité, j'ai recueilli aussi plusieurs exem-

plaires dans la célèbre source connue sous le nom de « Pacha-bounar » (le puits des pachas) réputée pour son eau claire et très fraîche. Au commencement d'août l'eau de cette source n'avait pas plus de 4° C. Dans le torrent qui descend de la montagne et qui traverse le village de Dragalevtzi où le *Planaria gonocephala* est particulièrement abondant, le *Phagocata cornuta* est très rare. A peine peut-on y trouver quelques exemplaires emportés très probablement par le courant des sources dont les eaux rejoignent le torrent en plusieurs endroits. Cela tient sans doute à la température relativement élevée de ce torrent, température au dessus de 13° C.

Bref, pour ce qui concerne la température des eaux, le *Phagocata cornuta* a le même habitat, du moins dans les localités où je l'ai rencontré, que *Planaria alpina* qui, comme on le sait, fréquente aussi les eaux à basse température.

Pour terminer ce court exposé je m'arrêterai un instant sur une question qui a trait à l'origine du *Phagocata cornuta*.

Basé sur le rôle que Dareste attribue à la tératologie dans la formation de nouvelles races et espèces, d'une part, et sur ses propres observations, de l'autre, Hallez (1892), dans une note communiquée à l'Académie des sciences de Paris, a émis l'idée d'une origine « vraisemblablement tératologique » des espèces : *Dendrocœlum Nausicaæ* et *Phagocata gracilis*. « Dans le cours de mes recherches sur des animaux, dit l'auteur dans cette note faisant allusion aux Triclades en général, j'ai eu l'occasion d'observer quelques monstruosités. Je ne m'occuperai ici que des deux cas : 1° l'anastomose ou la fusion partielle des deux branches recurrentes de l'appareil intestinal ; 2° la multiplicité des pharynx ». Vu que le premier cas est d'un autre domaine je me bornerai à donner un court résumé du second, le seul qui nous intéresse dans le présent travail.

Le professeur Hallez a eu l'occasion d'observer trois cas tératologiques se rapportant à la multiplicité des pharynx : 1° Chez un *Polycelis nigra* adulte possédant deux pharynx soudés à leur base

et qui pouvaient fonctionner indépendamment l'un de l'autre ; 2° Chez un *Planaria polychroa* jeune qui avait deux pharynx indépendants sur toute leur longueur et également développés ; 3° Chez un *Planaria polychroa* adulte avec deux pharynx indépendants et inégalement développés. Au dire de l'auteur dans tous ces trois cas la bouche était unique.

Partant de ces faits et prenant en considération que le genre *Phagocata* ne se distingue essentiellement du genre *Planaria* que par la multiplicité des pharynx, cet auteur conclue : « Il me paraît difficile de ne pas considérer cette multiplicité des pharynx, de même que la polydactylie, comme un fait tératologique fixe et devenu un caractère spécifique et même générique ».

Je crois que cette manière de voir est pleinement confirmée par l'identité qui existe aussi bien dans l'organisation que dans les conditions d'habitat entre *Planaria alpina* et *Phagocata cornuta*. Je l'ai déjà dit, il est impossible de distinguer ces deux espèces autrement que par la multiplicité des pharynx. Or, comment expliquer une telle ressemblance sinon par une origine tératologique de *Phagocata cornuta* ? Il me paraît donc hors de doute que cette espèce soit issue de *Planaria alpina* à la suite d'une anomalie tératologique du genre de celle observée par Hallez dans les cas cités plus haut, et qui, s'étant transmise par hérédité, est devenue avec le temps un caractère fixe et générique. Et cela me porte à croire que si on se donnait la peine de faire une comparaison minutieuse entre *Phagocata gracilis* et toutes les espèces américaines du genre *Planaria* pour ce qui concerne leur organisation aussi bien extérieure qu'intérieure, on finirait par découvrir, à moins qu'elle ne soit disparue, l'espèce souche de *Phagocata gracilis*.

Sofia (Bulgarie), novembre 1902

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

1840. HALDEMANN. Supplement to Number one of « A Monograph of the Limniades or Freshwater Univalvac shells of North-America. » (*Philadelphia*, 1840).

1847. LEIDY. Description and Anatomy of a new and curious subgenus of *Planaria*. (*Proc. Acad. Nat. Sciences Philadelphia*, vol. III).

1891. WOODWORTH. Contributions to the Morphology of the Turbellaria. I. On the structure of *Phagocata gracilis* LEIDY. (*Bull. of the Mus. of comp. Zool., at Harward College*, vol. XXI, n° 1 pl. I-IV).

1892. HALLEZ (P.). Sur l'origine vraisemblablement tératologique de deux espèces de Triclades. (*Comptes rendus Acad. des Sciences de Paris*. 16 mai).

1894. HALLEZ. Catalogue des Rhabdocœlides, Triclades et Polyclades du Nord de la France. 2ᵉ édition. (*Lille*).

1892. CHICHKOFF (G.). Recherches sur les Dendrocœles d'eau douce (Triclades). (*Arch. de Biologie*, vol. XII).

1893. GIRARD (Ch.). Recherches sur les Planariés et les Nemertiens de l'Amérique du Nord. (*Ann. Sc. nat.* t. XV).

EXPLICATION DE LA PLANCHE XVI

FIG. 1. *Phagocata cornuta* en état de progression, grossi environ cinq fois ; *t*, tentacules ; *r. ph.*, région pharyngienne ; *ph.*, pharynx.

2. Organe copulateur mâle. Coupe optique d'après une preparation. L'enveloppe extérieure de la gaine pénienne a été enlevée pour rendre l'organe plus transparent ; *p*, pénis ; *f. c.*, fibres circulaires de la gaine pénienne ; *c. d.*, canaux déférents ; *c. p.*, canal du pénis.

3. Vue extérieure de l'organe copulateur mâle, dessiné à la lumière directe ; *en. e*, enveloppe extérieure de la gaine pénienne ; *c. d.*, canaux déférents ; *or*, orifice de la gaine pénienne.

4. Organes génitaux femelles, vus par la face ventrale, d'après une préparation. L'utérus a été rejeté à droite ; *ut*, utérus ; *ov*, oviductes ; *c. ut*, canal de l'utérus.

NOUVELLES RECHERCHES SUR L'APPAREIL NUCLÉAIRE DES PARAMÉCIES

PAR

PAUL MITROPHANOW
Professeur à l'Université de Varsovie

L'étude des noyaux des Protistes redevient très importante pour la théorie cellulaire. On a étudié sous ce rapport les Paramécies plus que les autres Infusoires, mais il faut avouer que, jusqu'à présent, cette étude n'a pas été complète.

Depuis les observations classiques de E. Maupas (1889) et de R. Hertwig (1889) sur la conjugaison, où le micronucleus joue un rôle important, on n'a publié que relativement peu de données sur le macronucleus.

Il a été, en général, décrit comme un corps sphérique, ou bien ovoïde, pourvu d'une membrane et rempli d'une substance nucléaire homogène, laquelle, avec des grossissements très forts, présente une structure alvéolaire et finement granuleuse. On a observé aussi des modifications extérieures du macronucleus, mais on n'en a pas donné une explication suffisante.

On connaît déjà depuis longtemps des formations énigmatiques qu'on observe quelquefois dans le macronucleus des Paramécies, et

qui se présentent sous forme de pelotons ou bien de faisceaux d'aiguilles. D'après Hafkine (1890), cette structure doit être attribuée à une sorte de parasitisme intranucléaire, tandis que mon élève A. Kudelski (1898), après de longues études, est arrivé à la conclusion qu'il s'agit plutôt d'une métamorphose de la substance nucléaire et que les aiguilles en question, ou les fins bâtonnets, représentent peut-être une sorte de cristalloïdes.

Vu le rôle important que joue le macronucleus dans les phénomènes de la régénération (*Stentor*) et les relations génétiques qui existent entre le macro- et le micronucleus, il serait peut-être rationnel de considérer ces deux formations comme les parties constitutives *d'un seul appareil nucléaire,* destinées à des fonctions différentes et, à une certaine époque, morphologiquement distinctes.

Il est évident que le macronucleus, ayant des fonctions variées, doit subir des changements morphologiques plus ou moins profonds. Les recherches de Kasanzeff (1901) et de Wallengren (1902), récemment parues, renferment des tentatives pour étudier ces changements d'une manière expérimentale.

Kasanzeff (1901), entre autres choses, a trouvé que le macronucleus des Paramécies affamées devient plus grand et granuleux; sa chromatine forme des grains bien visibles, reliés quelquefois l'un à l'autre et distribués d'ordinaire régulièrement dans le noyau. Kasanzeff suppose que la quantité de la chromatine augmente dans ce cas. Il a observé quelquefois que de petits amas de grains de chromatine forment une sorte de nucléole ; moins souvent la chromatine se trouve sous forme de petites boules qui se manifestent sous le microscope comme de petits anneaux.

Wallengren (1902) signale aussi, dans des conditions semblables, l'apparition de granulations chromatophiles, lesquelles, en s'accumulant, se vacuolisent, se disposent au milieu du noyau et forment un grand nucléole lobuleux. Ce nucléole paraît être la seule partie du macronucleus qui reste invariable jusqu'à la fin de l'inanition, et à ce moment il devient sphérique.

L'année dernière, quand les étudiants de mon laboratoire faisaient la manipulation sur la cellule, j'ai remarqué, pour la première fois, dans la préparation de M. KHAÏNSKY, dans le macronucleus de *Paramaecium caudatum,* des formations tout à fait exceptionnelles ayant la forme de petits bâtonnets à contours doubles, qui rappelaient un peu des chromosomes dans le stade de la métakynèse.

Étant donné qu'avant d'avoir été fixés, les Infusoires de cette préparation se trouvaient dans des conditions un peu anormales, KHAÏNSKY a continué, sur mon conseil, à faire les préparations de même nature, et aussi en les variant un peu, tandis que son collègue B. PETCHENKO faisait des préparations en prenant les Paramécies directement de l'aquarium, sans modifier les conditions normales de leur existence.

En ce qui concerne les bâtonnets en question, les résultats des observations ont été, dans les deux cas, approximativement les mêmes : ces formations se retrouvaient toujours, mais, d'après KHAÏNSKY, on les observe plus souvent dans l'inanition incomplète, c'est-à-dire quand les Infusoires ne reçoivent pas assez de nourriture.

Ces résultats, ainsi que d'autres détails relatifs aux changements de la structure du macronucleus, se trouvent dans les communications de KHAÏNSKY et PETCHENKO (1903).

En même temps, voulant résoudre la question de savoir si les bâtonnets nucléaires, — nommons-les provisoirement *chromosomes,* sans penser identifier la substance chromatophile du macronucleus avec la chromatine des cellules supérieures, — présentent une formation accidentelle et transitoire, provoquée par les changements expérimentaux, ou bien s'ils apparaissent dans des conditions naturelles comme un phénomène normal, j'ai revu moi-même les nombreuses préparations de Paramécies faites par les élèves, qu'on conserve chaque année depuis longtemps dans les collections de mon laboratoire, et j'ai pu ainsi constater que les chromosomes du macronucleus s'y rencontrent aussi, peut-être moins nombreux, et sinon

toujours, du moins tellement nets qu'on peut s'étonner à juste titre qu'ils n'aient pas encore été remarqués. Je pense que le fait s'explique par la conviction que nous avions que le macronucleus des Paramécies, qui est une formation si spéciale, ne pouvait avoir une structure semblable à celle d'un vrai noyau. Pourtant, si ces formations sont plus rares sur les préparations anciennes. si on les observe (Khaïnsky) plus souvent et en plus grand nombre chez les Paramécies dont la nourriture était insuffisante, on pouvait objecter que des conditions exceptionnelles se trouvaient réalisées accidentellement dans les aquariums d'où les Infusoires provenaient.

Mais si ces conditions spéciales étaient déterminantes, elles devaient durer en tout cas pendant des mois (deux ou trois) sans changements marqués. Les manipulations des élèves sur la cellule commencent au mois d'octobre ; et au mois de décembre j'ai étudié tous les jours les Infusoires du même aquarium pendant une semaine et j'ai repris cette étude de nouveau quelques jours après, et toujours j'ai trouvé des chromosomes en quantité variée chez de nombreux individus.

L'étude de l'apparition de ces chromosomes s'imposait, mais je ne puis pas dire que cela m'ait réussi d'une façon absolue.

Khaïnsky et Petchenko, chacun d'un point de vue différent, ont établi un ordre de succession dans les changements de structure du macronucleus ; d'après eux. ces changements précèdent ou bien suivent l'apparition des chromosomes. Leurs systèmes me paraissent cependant tout aussi artificiels que l'ordre successif des changements semblables décrits par Kasanzeff et Wallengren.

La seule chose très importante qu'on doit retenir de toutes ces observations, c'est que les changements en question sont toujours exprimés par le déplacement ou dislocation de deux parties, constitutives du macronucleus connues depuis les recherches de Maupas et de R. Hertwig, l'une colorable et l'autre formée par une substance achromatique. Les dislocations plus ou moins prononcées de ces parties dans un ordre établi représentent des phénomènes tout à fait

normaux, mais on peut rendre, d'une façon expérimentale (par exemple par l'inanition, v. Kasanzeff, Wallengren, Khaïnsky) ces dislocations plus profondes, mieux marquées.

C'est ce que j'ai observé surtout sous l'influence de changements considérables de température. Voici une de mes expériences.

Un lot de Paramécies pris dans l'aquarium demeurait pendant un quart d'heure dans l'étuve à une température de 38° C ; il était retiré ensuite et restait une heure à une température de 2,5° C : puis les animaux étaient fixés au moyen d'une solution de sublimé. Les préparations ont montré que les macronucleus ont subi après toutes ces épreuves les changements les plus considérables.

On observe d'abord que beaucoup de noyaux deviennent plus petits ; d'autre part, de nombreux noyaux se montrent chez lesquels la couche supérieure bien colorée se détache très distinctement de la masse centrale finement granuleuse et presque incolore. La couche corticale présente une sorte d'écorce compacte dont l'épaisseur varie considérablement dans un même noyau. Il est évident que la séparation de cette couche est produite par le déplacement de la matière colorable du milieu du macronucleus vers sa périphérie et que pendant ce déplacement se manifeste une sorte de vacuolisation dans son intérieur. Par conséquent, on voit quelquefois, à travers la masse centrale qui remplit une sorte de cavité, un petit pont relié à la couche corticale et constitué par la même substance compacte et colorable ; quelquefois, au lieu d'un pont semblable, on observe dans la masse centrale, des fragments irréguliers de cette substance, à peine rattachés à la couche corticale ou bien tout à fait séparés [1].

Quant à la composition des deux parties du macronucleus séparées de la sorte, elles ne restent pas homogènes : outre les granulations fines qu'on observe toujours dans les parties colorables du noyau, la couche corticale peut être composée à son tour de la substance moins colorée, dans laquelle se distinguent des îlots privés de contours nets et plus foncés ; quelquefois ces îlots acquièrent des contours plus dis-

[1] Voir plus loin page 421 les figures 11 et 12 du texte.

tincts et apparaissent sous forme de petits amas et même de petits bâtonnets.

D'autre part, la couche corticale paraît être quelquefois divisée en segments ou former des plis et circonvolutions qui pénètrent dans la masse centrale ; les contours de ces parties plissées sont limités par de fines granulations chromatophyles.

La masse centrale, peu colorable, finement granulée, présente sous de forts grossissements une structure alvéolaire et renferme quelquefois au centre une partie plus compacte, tandis que sa périphérie, immédiatement limitée par la couche corticale, apparaît ordinairement peu tassée, plus claire [1].

Toutes les observations des auteurs sus-nommés relatives à la structure du macronucleus étaient faites d'après les préparations renfermant les Paramécies *in toto* ; celles de Khaïnsky et Petchenko le sont aussi. Mais pour une connaissance plus approfondie des structures décrites il était certainement très utile de les étudier sur des coupes minces. C'est dans ce but spécial que j'ai fait un certain nombre de séries de coupes d'après ma méthode de double enrobage dans la photoxyline et la paraffine, méthode pratiquée dans mon laboratoire depuis longtemps (1896). Les coupes étaient faites à l'aide d'un microtome de Minot et ne dépassaient pas dans leur épaisseur 1 à 2 μ ; ensuite elles étaient bien colorées avec la safranine, l'hématoxyline de Heidenhain, le mélange Romanowski et d'autres matières colorantes, appliquées en général à l'étude des structures nucléaires. Les résultats de ces colorations furent les mêmes que ceux qu'on obtient généralement, aussi je me permets d'employer ici provisoirement la terminologie usuelle, sans prétendre identifier, comme je l'ai déjà dit, les parties constitutives du macronucleus avec celles des noyaux de cellules supérieures.

Le nombre des observations, que j'ai faites de la sorte, est considérable. Un grand nombre de préparations nous ont montré une

[1] Voir plus loin pages 421 et 423 les figures 11 et 16 du texte.

série de changements intérieurs qui s'accomplissent dans le macronucleus, modifications qu'on peut caractériser, — laissant de côté pour le moment les changements de forme extérieure, — comme produites par le déplacement de la substance chromatophile, qui est loin d'être homogène dans le reste du macronucleus ; cet organite a une nature achromatique et ne présente pas la même consistance dans toute sa masse ; on peut y distinguer une fine structure alvéolaire, pénétrée par une substance liquide, à laquelle on peut donner le nom de *suc nucléaire*.

Ainsi l'on doit reconnaître trois parties constitutives du macronucleus : *a*) substance fondamentale achromatique, *b*) matière colorable chromatique, et *c*) suc nucléaire.

Toutes ces parties constitutives du macronucleus sont intimement reliées l'une à l'autre et se trouvent à l'état normal distribuées également dans tout le noyau, tandis que leur dislocation produit les figures que nous observons dans nos préparations.

La substance fondamentale achromatique manifeste, à de très forts grossissements, sa structure alvéolaire et, comme elle ne se colore que très peu, elle présente en général une structure à peu près homogène et finement granulée.

La matière chromatique apparaît à l'état normal sous forme de fines granulations, parsemées dans le réseau fondamental alvéolaire ; mais souvent on voit que ces granulations se réunissent tantôt en petits amas et forment une sorte de nucléoles (Kasanzeff, Wallengren), tantôt en amas irréguliers surtout à la périphérie du noyau (Khaïnsky, Petchenko).

Le suc nucléaire remplit uniformément à l'état normal tout le noyau ; rien ne trahit sa présence sous le rapport morphologique, si le réseau achromatique ne devient pas accidentellement plus grossier ; dans ce cas, on voit dans les mailles de ce réseau une substance homogène ; c'est notre suc nucléaire, lequel souvent acquiert un caractère spécial et se rassemble en vacuoles de grandeur et de nature variées.

On décrit en général à la surface du macronucleus une membrane nucléaire, et quelquefois elle apparaît bien distincte, mais je ne trouve pas qu'on puisse la considérer comme une formation morphologiquement distincte des autres parties du noyau.

On peut noter comme l'un des premiers changements intérieurs du macronucleus l'accumulation des granulations chromatophyles vers sa surface ; le centre du noyau devient alors plus clair et la membrane nucléaire plus foncée, quoiqu'on ne puisse déceler nettement ses limites intérieures. Nous verrons plus tard que, quelquefois, au



Fig. 1. — Macronucleus de *Paramaecium caudatum*, après l'influence du changement de température (16, XII, 1902). × 1000.
Fig. 2. — Macronucleus d'une Paramécie, préparation d'un étudiant (20, XII. 1890). ×500.
Fig. 3. — Coupe du macronucleus après des changements de température. × 1000. Diverses formes de granulations chromatiques.

contraire, la substance chromatique quitte la périphérie du noyau et se transforme d'une manière spéciale vers son centre ; tout le macronucleus devient alors pâle et perd presque ses contours extérieurs ; en ce moment on ne peut pas parler d'une membrane nucléaire distincte, par conséquent elle est formée par la mince couche périphérique de la masse fondamentale alvéolaire achromatique et par l'accumulation plus ou moins épaisse des granulations chromatiques. Il est bien rare que le déplacement des granulations chromatiques vers la périphérie s'opère dans un macronucleus d'une forme ovoïde

régulière ; ce processus coïncide en général avec des changements extérieurs, qui sont déjà bien connus: formation de plis, excavations, etc.

Les contours du noyau deviennentalors irréguliers, et c'est surtout

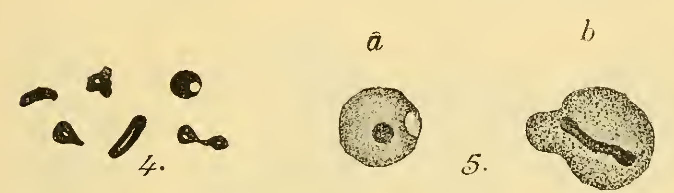


Fig. 4. — Grains chromatiques des macronucleus divers, très grossis.
Fig. 5. — Macronucleus apres l'influence des changements de température. × 500.
a, avec un nucléole central et une vacuole périphérique.
b, avec un nucléole en forme de bâton.

aux bords de ces plis et dans les protubérances nucléaires que se ramassent les granulations chromatiques ; la coloration d'un pareil noyau est très variée dans ses diverses parties. Quelquefois les granulations chromatiques se groupent de telle manière qu'on voit dans le noyau une sorte de spirale foncée (fig. 1 et 2).

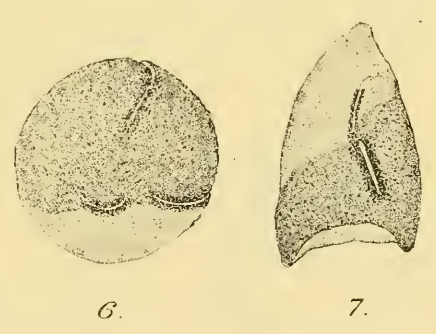


Fig. 6. — La dislocation de la substance chromatique du noyau. Préparation de 1890. × 500.
Fig. 7. — Dislocation de la substance achromatique. × 500. Formation des chromosomes. Même préparation que celle qui a fourni la figure 6.

Il est très rare qu'on puisse dire que les granulations chromatiques sont tout à fait uniformes ; on en observe toujours de plus grandes, répandues également dans tout le noyau. Il n'est pas exceptionnel de voir, avec un grossissement suffisant, que des petites granulations se rassemblent une à une en amas plus ou moins considérables et forment des corpuscules chromatiques (fig. 3), dont la présence donne au noyau sous un grossissement plus faible un aspect granuleux. La forme de ces corpuscules est très variée (fig. 4), et,

comme l'a décrit et représenté Wallengren, on observe souvent dans leur intérieur de petites vacuoles.

Quelquefois ces corpuscules deviennent plus grands; mais ce n'est qu'une seule fois que j'ai observé un pareil corpuscule sous forme

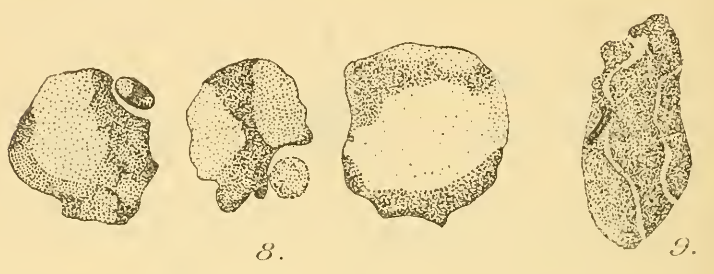


Fig. 8 et 9. — Diverses formes de la dislocation des parties constitutives du macronucleus, d'après Petchenko.

d'une nucléole sphérique (fig. 5 *a*); il est aussi rare que ce dernier apparaisse sous forme d'un bâtonnet (fig. 5 *b*).

Jusqu'à présent nous avons parlé du déplacement des granulations chromatiques dans le noyau entier, mais souvent, et sous l'influence de conditions encore mal déterminées, on observe que toute la masse chromatique se rassemble dans une partie du noyau, tandis que le reste acquiert un caractère chromatique (fig. 6 et 7); ou bien la masse chromatique se divise en quelques fragments plus ou moins séparés par la substance achromatique (fig. 8). Lorsque ces segments sont à peine séparés l'un de l'autre, l'on aperçoit dans le macronucleus des stries claires (fig. 9) qui correspondent à la substance achromatique et cet aspect précède la phase de la dislocation du macronucleus, c'est-à-dire de sa division en fragments.



Fig. 10. — Coupe d'une Paramécie (14, xii, 1902), avec un macronucleus stratifié. × 500.

Dans les conditions normales de l'aquarium (fig. 10), aussi bien que sous l'influence des changements de température, comme nous

l'avons déjà décrit, la séparation des parties chromatiques et achromatiques peut être très nette, comme le montrent les figures 11 et 12. Il semble nécessaire de distinguer ce processus des changements intranucléaires produits par la vacuolisation.



Fig. 11 et 12. — Macronucleus d'après des coupes des Paramécies qui furent exposées aux changements de température (16, xii, 1902). Diverses formes de la séparation et de la différenciation des parties constitutives. × 500.

Ce dernier phénomène est très différent et si quelquefois on peut le confondre avec la séparation décrite plus haut de la substance achromatique (fig. 7 et 8), souvent il porte un caractère spécial et différent.

Par exemple, sur la figure 13 *a*, les trois petites vacuoles n'ont évidemment aucun rapport avec la séparation de la partie achromatique ; en même temps le suc nucléaire ne présente ici aucun caractère spécial, tandis que la substance chromatique est représentée par une granulation très fine et par des corpuscules plus gros ; après une coloration avec le mélange de Romanowski, les petites granules apparaissent rosées et les corpuscules ont une nuance bleuâtre.



Fig. 13. — Vacuolisation des macronucleus (16-18, xii, 1902). × 500.
a, Sous l'influence des conditions naturelles ; *b*, après les changements de température.

La figure 14 nous montre dans le macronucleus une vacuole

irrégulière ayant une coloration (hematoxylinie de Heidenhain et safranine) homogène; sur la figure 5 *a* nous avons vu (p. 419), que le macronucleus possède une petite vacuole à sa périphérie, tandis que sur la figure 13 *b* une vacuole pareille renferme deux petits bâtonnets bien colorés (safranine) rappelant les chromosomes. Il existe encore une vacuolisation tout à fait spéciale, déjà décrite par les divers auteurs, qui probablement est en rapport avec la métamorphose spéciale des macronucleus (Kudelski), donnant lieu ensuite à l'apparition des bâtonnets brillants dont nous parlerons plus tard; sur la figure 15 on voit les vacuoles de ce genre.

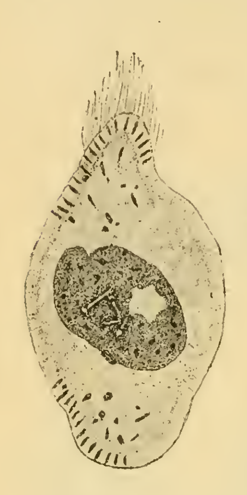


Fig. 14. — Coupe d'une Paramécie prise dans l'aquarium (14, xii, 1902). × 500. Développement des trichocystes; vacuolisation du noyau, formation des chromosomes.

Après avoir donné un tableau général des changements de toutes les parties constitutives du macronucleus, chose indispensable, parce que ces changements sont intimement liés entre eux, retournons de nouveau à la substance chromatique. Nous avons déjà vu que cette substance peut être représentée par les granulations très fines, et par des corpuscules plus grands qui ne sont pas toujours de même nature (fig. 13 *a*); que les granulations s'accumulent et forment peut-être des corpuscules pareils (fig. 3, p. 418); qu'elles se déplacent vers la périphérie du noyau, etc.

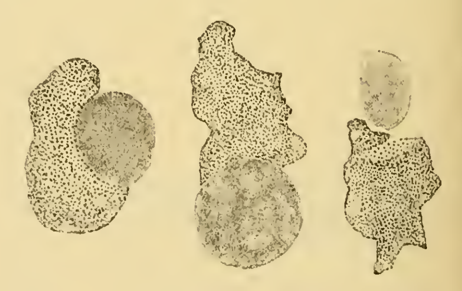


Fig. 15. — Vacuolisation spéciale du macronucleus, d'après Petchenko.

Mais nous avons aussi mentionné que la substance chromatique se sépare quelquefois entièrement du reste achromatique du noyau et forme un amas

plus ou moins considérable de forme très variée (fig. 6 et 12); on ne peut pas décider encore quelle partie du noyau est la plus active dans ce processus : peut-être est-ce la masse achromatique, peut-être aussi est-ce la vacuolisation qui commence sous cette forme. On voit quelquefois des figures bien compliquées. Par exemple, la figure 10 (p. 420) nous montre un macronucleus coupé, dont la masse chromatique est divisée en deux parties: l'une extérieure moins compacte et l'autre intérieure plus dense ; toutes les deux séparées par une fente, renfermant une substance homogène, le suc nucléaire isolé, et présentant une vacuole proprement dite; la partie chromatique intérieure renferme encore un corps sphérique finement granuleux; peut-être est-ce aussi une sorte de vacuolisation.



Fig. 16.—Coupe du macronucleus après l'influence des changements de température (1902). × 1000. Différenciation des parties constitutives ; développement des formations chromatiques.

Nous observons aussi sur les figures 11 *a*, *b*, *c* (p. 421) que la masse chromatique est ramassée vers la périphérie du noyau et forme à cet endroit une sorte d'écorce, tandis que la substance achromatique remplit presque la cavité centrale; il reste entre elle et l'écorce chromatique une fente évidemment occupée par le suc nucléaire. La substance achromatique même n'est pas encore débarrassée de la chromatine (fig. 11 *a*); elle contient encore des granulations et des corpuscules chromatiques qui se trouvent en connexion avec l'écorce chromatique, qui aussi n'est pas homogène. On voit ici que cette écorce n'est pas entièrement privée de la base achromatique; cette dernière est seulement réduite au minimum, tandis que les granulations et les corpuscules chromatiques sont très denses.





Fig. 17. — Formation des bandes chromatiques et des bâtonnets, d'après Khaïnsky. × 500.

Nous pouvons constater les premiers indices de la séparation morphologique de la chromatine sur la figure 16. La coupe du macronucleus nous montre l'écorce assez mince de la substance chromatique et le milieu du noyau occupé par une masse achromatique, séparée de l'écorce par une fente assez large et remplie d'une substance très fine incolore et non entièrement homogène. Les granulations chromatiques de l'écorce, qui n'est pas homogène du tout, s'accumulent de ci de là et forment des amas, des stries, même des bâtonnets aux contours peu déterminés. On aperçoit aussi quelque chose de pareil sur la figure 17.

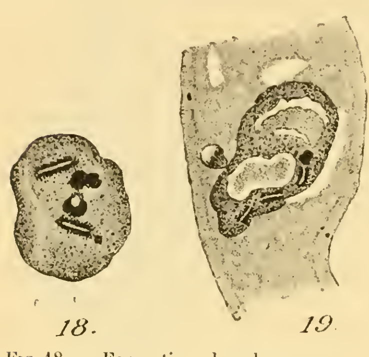


Fig. 18. — Formation des chromosomes après l'influence des changements de température (1902). × 500.
Fig. 19. — Coupe d'une Paramécie prise dans l'aquarium (1902). × 500. Différentes formations chromatiques dans le macronucleus.

La chromatine morphologiquement séparée se manifeste sous l'aspect des petits bâtonnets dont nous avons parlé au commencement.

Ces petits bâtonnets se forment peu à peu et les transformations de la chromatine, que je viens de décrire, me paraissent devoir préparer leur apparition. Ainsi, nous observons d'abord de petits blocs irréguliers (fig. 18 et 19) de chromatine beaucoup plus grands que les corpuscules mentionnés plus haut ; tantôt ils ont la forme d'une boule avec une vacuole à l'intérieur (fig. 18), tantôt celle d'un petit bâton simple à la périphérie du noyau (fig. 19). Enfin apparaissent les bâtonnets à double contour (fig. 14, 18, 19). Je ne dis pas que cet ordre d'apparition soit certain, mais il me paraît être vraisemblable, d'après ce que l'on verra plus loin.

On voit toujours dans les noyaux qui ont subi moins de changements un seul bâtonnet à double contour (fig. 20). La membrane nucléaire de ce macronucleus est très nette, les granulations chroma-

tiques se ramassent à la périphérie, tandis que le centre du noyau est

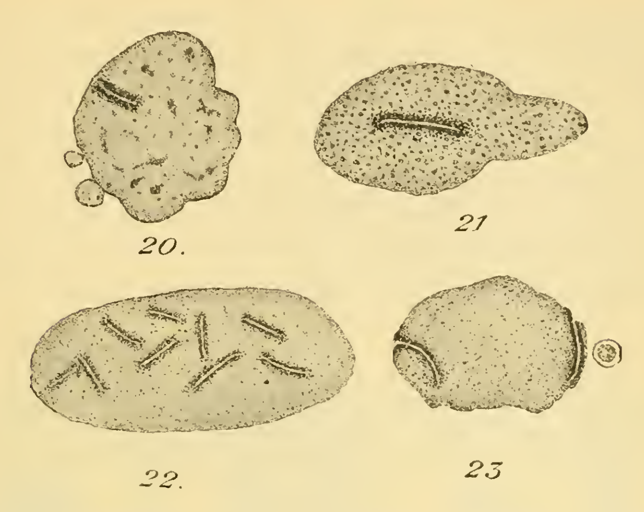


Fig. 20 et 21. — Macronucleus de la préparation de 1890. × 500. Formation des chromosomes.

22. — Macronucleus avec neuf chromosomes à double contour (1890). × 500.

23. — Position superficielle des chromosomes du macronucleus (1890). × 500.

plus clair; outre les granulations fines, on voit des corpuscules et de petits amas formés par ces granulations; enfin, un seul bâtonnet

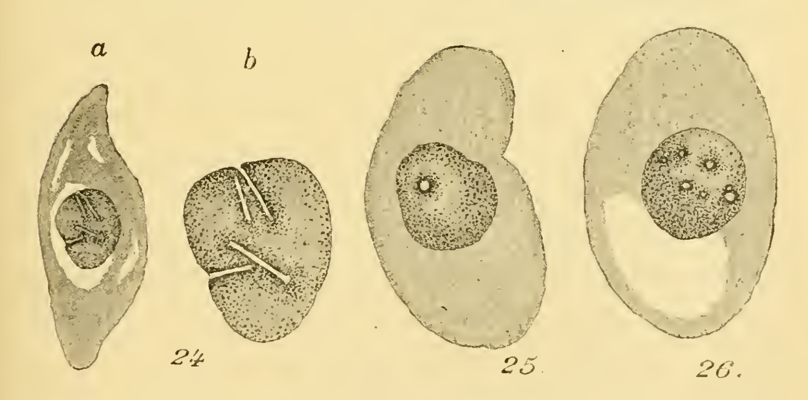


Fig. 24. — *a*, coupe d'une Paramécie (1902). × 250 ; *b*, son noyau grossi (500 fois) Connexion des chromosomes en tube avec la membrane nucléaire.

Fig. 25 et 26. — Coupes des Paramécies (1902). × 500. On voit dans le macronucleus les coupes transversales des chromosomes en tube et le déplacement des granulations chromatiques.

double très court. La figure 21 nous montre un pareil bâtonnet, mais plus long, tandis que le noyau est rempli de grains chromatiques. On peut observer ces bâtonnets aussi dans les cas où se manifeste la séparation plus ou moins complète de la masse chromatique (fig. 7, p. 419); la partie chromatique de ce noyau, granuleuse et pourvue de corpuscules chromatiques, possède une extrémité plus claire, c'est-à-dire contenant moins de granulations chromatiques ; et alors nous voyons deux bâtonnets à double contour : l'un plus délicat situé sur la région plus claire, et l'autre plus gros dans la partie chroma-

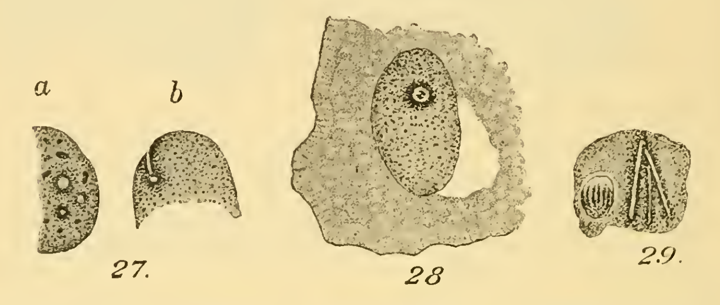


Fig. 27. — Coupes des chromosomes en tube. × 500 ; *a*, préparation de 1897 (A. Kudelski) ; *b*, de 1902.
Fig. 28. — Coupe d'une Paramécie (*P. aurelia*, préparation de M. Kudelski, 1897). × 500. Coupe transversale d'un tube chromatique.
Fig. 29. — Coupe du macronucleus (1902), qui contient le micronucleus et les trois chromosomes.

tique même. La quantité des granulations donne ici aux bâtonnets leur caractère.

La formation de ces bâtonnets une fois commencée, leur nombre devient plus considérable, mais varie beaucoup comme on le voit sur les figures 6, 7, 14, 15, 22. J'en ai compté dans un macronucleus jusqu'à vingt-cinq. Ce qui est remarquable, c'est qu'ils apparaissent surtout à la périphérie du noyau, ou du moins la touchent-ils par une de leurs extrémités (fig. 6, 7, 20, 23).

C'est sur les coupes fines qu'on voit très nettement, d'abord, que ces bâtonnets à double contour représentent en réalité de petits tubes (fig. 14, 24-28), et puis qu'ils se trouvent en connexion avec la mem-

brane nucléaire lorsque cette dernière est bien représentée (fig. 23, 24, 27 *b*).

On voit aussi très bien sur les coupes que ces tubes ont des diamètres très variés (fig. 25-28), et lorsque ce diamètre est considérable, on peut voir au dedans du tube quelques formations chromatiques (fig. 28). Les granulations chromatiques sont toujours dans ces cas accumulées à la surface du noyau et aux parois de ces petits tubes, lesquels n'ont pas par conséquent les contours extérieurs bien délimités. Il arrive aussi qu'entre ces tubes et la membrane nucléaire



Fig. 30 et 31. — Bâtonnets chromatiques et structures fibrillaires du macronucleus des Paramécies, d'après Khaïnsky.

la substance du noyau est plus claire, c'est-à-dire qu'elle contient moins de matière colorable (fig. 20, 23-28).

La connexion intime des tubes avec la membrane nucléaire (fig. 24, 27 *b*), nous montre aussi que leur composition est la même que celle de la membrane, et que la différence qui s'observe dans l'épaisseur et la colorabilité des tubes dépend de la quantité des granulations chromatiques qui adhèrent à leurs parois.

Quelquefois ces tubes paraissent se trouver au milieu du noyau (fig. 14, 22). Une fois même j'ai vu un macronucleus privé de membrane et rempli de bâtonnets à doubles contours courbés et assez compacts.

J'ai dit déjà, que les dimensions de ces bâtonnets ou tubes, sont variables, mais en général, leur épaisseur reste la même sur toute leur étendue, seulement la portion médiane paraît être élargie, de sorte que le tube acquiert la forme de clou (fig. 24 *b*). D'habitude les tubes restent séparés et à une certaine distance l'un de l'autre ; mais

quelquefois (fig. 14, 24, 29) leurs extrémités se touchent sans s'unir.

C'est surtout dans les préparations *in toto* qu'on observe dans les macronucleus en voie de formation des bâtonnets chromatiques d'une structure fibrillaire plus ou moins nette (fig. 30 et 31) ; sur les coupes fines cette structure est plus rare. Son caractère principal se manifeste quand les fibrilles s'allongent suivant le grand diamètre du noyau ; mais il est évident qu'elles se trouvent quelquefois en connexion intime avec les bâtonnets chromatiques (fig. 31); on voit

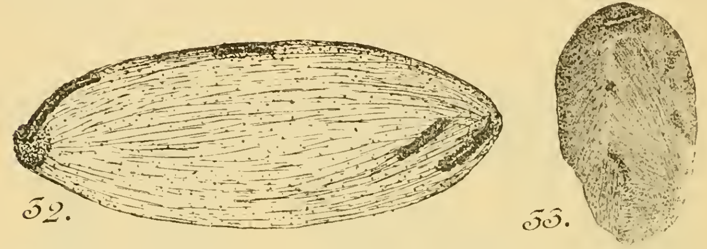


Fig. 32. — Structure achromatique fibrillaire du macronucleus, d'après Petchenko.
Fig. 33. — Coupe d'un macronucleus après l'influence des changements de température (1902). × 500. Métamorphose de la substance chromatique, formation des structures fibrillaires ou cristalloïdes (?)

des faisceaux croisés de fibrilles dont la direction est déterminée toujours par le bâtonnet chromatique auquel ces faisceaux sont attachés. Les macronucleus devenus plus grands et plus pâles, par suite de la transformation des granulations chromatiques, manifestent de préférence cette structure fibrillaire, qui ne correspond pas du tout à la quantité des bâtonnets chromatiques. Au contraire, quand elle se trouve très bien developpée dans un macronucleus devenu grand, le nombre des bâtons chromatiques se réduit (fig. 32).

On voit alors que ces bâtonnets sont disposés pour la plupart le long des fibrilles, mais ils prennent quelquefois aussi une autre direction. Dans les plus grands macronucleus qui occupent parfois plus de la moitié du corps de l'Infusoire, la structure fibrillaire n'est plus manifestée : tout le noyau légèrement coloré devient transparent, et seulement les bâtonnets chromatiques peu nombreux se séparent à sa surface.

On peut dire que la structure fibrillaire qui vient d'être décrite représente une transformation de la partie achromatique du macronucleus et qu'elle se trouve aussi en connexion intime avec les transformations des granulations chromatiques. On le voit sur la figure 33. Cette coupe du macronucleus présente une semblable structure, laquelle se trouve probablement au commencement de son apparition, quand la substance achromatique vient de se séparer; les granulations chromatiques se groupent en partie vers la périphérie du noyau, en partie elles s'accumulent de ci de là. Finalement deux petits bâtonnets chromatiques se forment (ils sont encore peu colorés, courts et comparativement peu contourés), et le noyau est traversé dans diverses directions par les faisceaux délicats des fibrilles très fines. Le long du noyau on voit à l'intérieur une sorte de fente vers laquelle se dirigent les faisceaux principaux ; parmi ces faisceaux aussi bien que parmi les fibrilles mêmes se trouvent de fines granulations chromatiques ; les petits amas qu'elles forment en quelques points représentent peut-être les phases préparatoires de la formation des bâtonnets chromatiques qui n'ont pas encore acquis leur caractère définitif.



Fig. 34. — Formation d'une vacuole spéciale et des chromosomes d'après Petchenko.

Fig. 35. — Coupe d'une Paramécie (1902). × 500. Accumulations chromatiques et formations cristalloïdes.

On ne peut pas dire encore avec certitude si ces structures fibrillaires se trouvent en connexion quelconque avec les formations spéciales, récemment étudiées par Kudelski (1898) et qui semblent pouvoir être rangées au nombre des cristalloïdes. La solution de cette question est d'autant plus difficile que ces formations sont précédées, d'une part, par les structures fibrillaires, de l'autre, par une sorte de vacuolisation spéciale (fig. 15, p. 422). Dans ce dernier cas l'apparition des vacuoles peut avoir lieu en même temps que celle des bâtonnets chromatiques (fig. 34).

J'ai observé aussi une métamorphose du macronucleus (fig. 35) qu'on peut ranger parmi les phénomènes cités plus haut. Les coupes des Paramécies fixées par le sublimé qui montraient cette métamorphose étaient colorées par le mélange de Romanowski. Tout le macronucleus se colore en rose violacé ; les granulations fines étaient groupées plus nombreuses à la périphérie qu'au centre du noyau, et parmi elles on remarquait un certain nombre de petits corps de forme variée, presque compacts et colorés en bleu, comme cela arrive avec la substance chromatique ; il faut conclure qu'il s'agit réellement de cette substance qui n'a pas encore acquis le caractère de bâtonnets ou de tubes chromatiques. Mais outre cela tout le noyau était traversé dans différentes directions par de nombreuses petites aiguilles très fines, brillantes et incolores, qui étaient de ci et là composées de petits grains disposés en forme de rosaire. Le caractère cristalloïde de ces formations est évident, ainsi que leur origine au dépens des parties constitutives du noyau. Et si elles ont quelque rapport avec les petits bâtonnets décrits par Kudelski (1898) et d'autres auteurs, leur nature parasitaire doit être exclue.

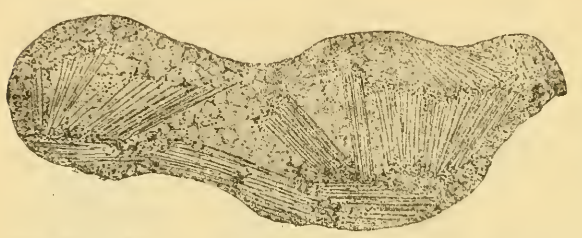


Fig. 36. — Coupe d'un macronucleus de la préparation de Kudelski (1897). × 1000. Apparition des structures fibrillaires ou cristalloïdes (?)

Sous ce rapport, la préparation représentée sur la figure 36 est encore plus convaincante. La préparation étant colorée d'avance par le carmin-aluné et par l'haematoxyline de Böhmer et après par le mélange de Gram, toute la substance fondamentale du noyau est devenue rosée ; son milieu est un peu plus clair que la périphérie, où la membrane nucléaire se détache très bien. Une quantité de gros faisceaux de petits bâtonnets fins et brillants, colorés en bleu, remplit presque tout le noyau, et parmi ces faisceaux, ainsi qu'immédiatement

sous la membrane, on observe des granulations et des corpuscules chromatiques colorés en rouge, très nombreux et formant à l'une des extrémités quelques îlots chromatiques plus considérables.

C'est à cause des formations chromatiques rouges d'une part et des faisceaux bleus de l'autre que le macronucleus possède ici une teinture double rouge et bleue. Le caractère cristalloïde des petits bâtonnets y est incontestable et comme cette préparation présente probablement un stade plus avancé que celle de la figure 33, qui a été déjà décrite, on peut conclure que les structures fibrillaires et les cristalloïdes du macronucleus représentent tous les deux un produit de la transformation intracellulaire.

Tout ce que nous avons exposé dans les pages précédentes se rapporte à la structure du macronucleus des Paramécies ; nous avons vu que cette structure est compliquée et qu'elle varie très profondément sous l'influence de diverses conditions, dont la nature ne peut pas toujours être bien établie. Elle nous permet en tous cas de trouver dans le micronucleus toutes les parties principales constitutives du noyau des cellules supérieures, et même de signaler le caractère général de leurs transformations, lesquelles cependant, au point de vue morphologique et dans leur succession, diffèrent essentiellement du procès karyocinétique, la karyodiérèse, tel que nous le connaissons à présent.

C'est surtout le micronucleus qui présente des phénomènes dont la succession rappelle de plus près la karyodiérèse (ou la karyomitose); mais on y trouve aussi des points divergents dont il faut chercher la cause dans la nature singulière du micronucleus. On nous a donné récemment des détails nouveaux sur sa structure mais il reste néanmoins toujours des points à expliquer, comme, par exemple, la séparation de la membrane du micronucleus. Kasanzeff (**1901**, p. 19) a raison de dire que cette membrane est intimement liée à la partie achromatique du petit noyau ; j'ai observé des micronucleus sphériques dont la membrane était bien détachée, de sorte qu'entre elle et le

corps du petit noyau se trouvait un large espace rempli d'une substance transparente (le suc nucléaire) ; c'est dans un point seulement (fig. 37) que le faiseau achromatique, filamenteux et élargi en forme de sphère au milieu du micronucleus se rattache à cette membrane. On voit plus loin, sur le trajet des filaments achromatiques périphériques, quelques petits corps vivement colorés ayant la forme de bâtonnets courts. les « chromosomes » (fig. 37, *a*) et, ce qui est particulièrement intéressant, cinq ou six entre eux (après la coloration double par la safranine et par l'hématoxyline) etaient rouges et les autres bleus. Dans un autre micronucleus (fig. 37, *b*) du même infusoire (*Paramaecium aurelia*) la plupart des chromosomes étaient rouges tandis que les autres restaient bleuâtres. Ces détails nous montrent que même la chromatine y est variable dans sa constitution. Le macronucleus du même Infusoire était divisé en fragments dont la plupart très modifiés paraissaient granuleux et se détachaient peu de l'entoplasme même. Quelques-uns d'entre eux présentaient cependant une structure semblable à celle des micronucleus décrits plus haut, mais le nombre des corpuscules chromatiques était plus considérable, ils étaient plus petits et colorés seulement en bleu (fig. 37, *c*).



Fig. 37. — Portion de coupe de la préparation de 1897, très grossie. *a*, *b*, deux micronucleus ; *c*, fragment d'un macronucleus.

Cette ressemblance au point de vue de la structure entre le micronucleus et les fragments du macronucleus, d'un côté, et celle de ces fragments et des noyaux des cellules supérieures, de l'autre, peut être encore complétée par le fait suivant : j'ai observé dans les fragments sphériques du macronucleus de Paramécies des figures qui

rappellent tout à fait la karyomitose comme on le voit sur la figure 38.

Or, cette ressemblance nous incite à admettre que le macronucleus de même que le micronucleus sont de vrais noyaux cellulaires, ou mieux, les composants *d'un appareil nucléaire* très compliqué.

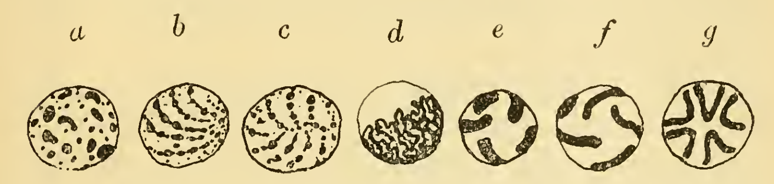


Fig. 38. — Différentes formes de la disposition de chromatine dans les fragments des macronucleus des Paramécies. Diverses coupes.

Nous pouvons parler d'autant plus de l'unité de cet appareil que le macro- et le micronucleus non seulement s'appliquent l'un sur l'autre à *l'état normal*, mais parce qu'il existe entre eux une vraie connexion. Après avoir vérifié cette conclusion sur de nombreuses préparations, je puis en donner des preuves par la figure 39.

Les quatre premières figures (*a*, *b*, *c*, *d*) représentent les noyaux entiers, la dernière (*e*), une coupe. On voit partout que le macronucleus non seulement embrasse le micronucleus qui se trouve à

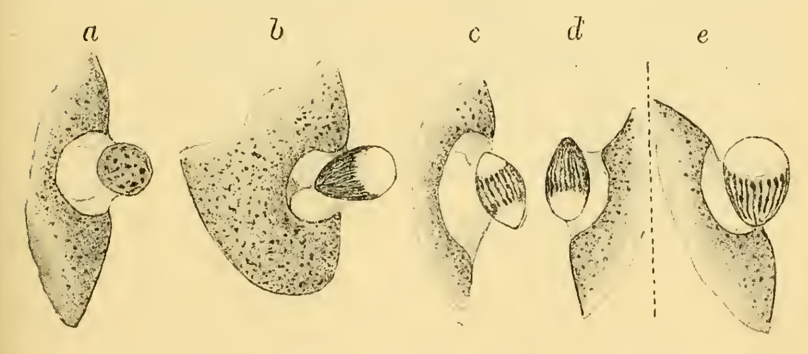


Fig. 39. — Connexion entre le micro — et le macronucleus. × 1000. Diverses préparations : *a* — *d* in toto ; *e*, sur une coupe.

différents états, mais que la substance achromatique forme entre eux une connexion directe, ce qui est surtout évident sur la coupe *e*.

Les relations génétiques entre le micro- et le macronucleus des Ciliés expliquent assez bien la ressemblance dans leur structure à un certain stade; mais la différence essentielle à l'état normal nous montre que la même structure peut varier extrêmement suivant la fonction qu'elle exerce.

Tant que le micronucleus joue le rôle principal dans les phénomènes de la multiplication et de la conjugaison, il conserve le caractère principal des changements qu'on observe dans les noyaux des cellules supérieures en voie de division et résiste en même temps le plus aux changements des conditions générales (Wallengren).

Et le macronucleus dominant surtout les fonctions de la nutrition, de l'assimilation et du mouvement, acquiert une structure spéciale, est très susceptible aux changements des conditions d'existence et adopte quelquefois, entre autres transformations, des caractères qui rappellent, comme nous l'avons décrit, l'apparition des chromosomes.

Mais les fonctions vitales d'une Paramécie sont nombreuses et différentes; c'est pourquoi nous observons dans son *appareil nucléaire* une composition si compliquée et c'est la raison pour laquelle les changements de structure dans *le macronucleus* sont si variés.

Trouver les rapports qui existent entre ces changements, — entre les fonctions vitales et entre les conditions d'existence — voilà le problème des futures recherches expérimentales.

Varsovie, juillet 1903.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE.

1890. — HAFKINE (M. w.). Maladies infectieuses des Paramécies. (*Annales de l'Institut Pasteur.* Vol. IV, pp. 148-62 ; pl. III.)

1889. — HERTWIG (R.). Ueber die Conjugation der Infusorien. (*Abhandl. der K. bayer. Akademie der Wiss.* II, *Cl.* XVII, *Bd.* I, *Abth.*).

1901. — KASANZEFF (WL.). Experimentelle Untersuchungen über *Paramaecium caudatum.* (*Dissertation, Zürich.*).

1903. — KHAÏNSKY (A. I.). Sur les changements dans la structure du noyau des Paramécies. (*Travaux du Laborat. Zootomique de l'Université de Varsovie.* Livraison XXX, avec 27 figures dans le texte).

1898. — KUDELSKI (A.). Note sur la métamorphose partielle des noyaux chez les Paramaecium. (*Bibliographie anatomique*, de A. Nicolas. Année 1898, fasc. 5).

1889. — MAUPAS (E.). Le rajeunissement karyogamique chez les Ciliés. (*Archives de Zoologie expérim. et générale*, de H. de Lacaze-Duthiers, (2e série), t. VII).

1896. — MITROPHANOW (P.). La photoxyline dans la technique zoologique et histologique. (*Archives de Zoologie expérim. et générale*, de Lacaze-Duthiers).

1903. — PETCHENKO (B. F.). Sur les changements du noyau des Paramécies sous les conditions normales. (*Travaux du Labor. Zootomique de l'Univers. de Varsovie*, Livr. XXX, avec 25 figures de texte).

1902. — WALLENGREN (H.). Inanitionserscheinungen der Zelle. (*Zeitsch. für allgemeine Physiologie* von M. Verworn. I *Bd.*).

RECHERCHES
SUR LES CELLULES INTERSTITIELLES DU TESTICULE
DES
MAMMIFÈRES

PAR

P. BOUIN ET P. ANCEL
Professeur agrégé — Chef de Laboratoire
à la Faculté de Médecine de Nancy

La structure des cellules interstitielles du testicule chez les Mammifères est relativement bien connue grâce aux travaux d'un grand nombre d'auteurs. La première partie de ce mémoire a pour but de mettre au point les données acquises sur ce sujet et de les compléter sur certaines parties. Dans la seconde, nous cherchons à mettre en évidence l'indépendance fonctionnelle relative qui existe entre la glande séminale et l'appareil interstitiel et à élucider le rôle probable de cette dernière formation.

Le plan suivi dans ce travail est le suivant :

1re Partie. — A. Technique et matériaux d'études.

B. Historique.

C. Exposé des faits.

1°) les éléments interstitiels chez le Cochon de lait (*Sus domestica* jeune) et le Verrat (*Sus domestica* adulte).

2°) les éléments interstitiels chez quelques autres Mammifères.

2e Partie. — Signification physiologique de l'appareil interstitiel.
A. Nature glandulaire de cet appareil.
B. Indépendance relative de la glande interstitielle et de la glande génitale.
C. Rôle probable de la glande interstitielle.
. Résumé et conclusions.

PREMIÈRE PARTIE

A. — Technique et matériaux d'étude

Nous avons étudié l'appareil interstitiel chez le Cochon de lait et le Verrat (*Sus domestica* jeune et adulte), le Poulain (*Equus caballus* jeune), le fœtus à terme, l'Homme adulte et le Vieillard, le Veau et le Taureau (*Bos taurus* jeune et adulte), le Bélier (*Ovis aries*), le Lapin (*Lepus cuniculus*) et le Cobaye (*Cavia cobaya*) jeune et adulte, le chien (*Canis familiaris*), le Chat (*Felis domesticus*). Nous avons examiné également les testicules de quelques animaux cryptorchides, comme le Chien et le Verrat. Nous avons en outre étudié les résultats de certaines expériences faites depuis longtemps : elles ont porté sur deux lots de Cobayes. Sur un premier lot nous avons réséqué, entre deux ligatures, le canal déférent sur une longueur de 5 à 6 millimètres ; sur un second lot, nous avons fait une injection sclérogène de chlorure de zinc au $\frac{1}{20^e}$ dans la tête de l'épididyme. Les animaux du premier lot ont été sacrifiés après trente, cinquante-deux, soixante, soixante-dix-huit, quatre-vingt-sept, quatre-vingt-dix-sept et cent deux jours. Les autres ont été sacrifiés, quatre, six, dix, et dix-sept jours après l'injection.

De petits fragments de tous ces organes ont été fixés dans différents liquides, comme le liquide de Flemming, de Tellyesniczky, de Rabl, de Zenker, dans le formol picro-acétique, et le bichromate de potasse à 3 %. Les coupes ont été colorées par la méthode de Flemming, la laque ferrique d'hématoxyline, la safranine, la laque cuivrique d'hématoxyline (méthode de Weigert reprise par Regaud). Comme colo-

rants cytoplasmiques, nous avons employé le vert lumière, l'acide picrique, l'aurantia, la méthyléosine et l'orange (selon Retterer), la fuschine S.

Toutes ces préparations ont été conservées dans le baume du Canada, sauf celles qui ont été colorées par la méthode de Weigert. Nous avons monté ces dernières dans le mélange de sucre et de gomme arabique recommandé par Apathy.[1]

B. — Historique

La première observation précise de cellules interstitielles dans le testicule a été faite par Kölliker en 1856. Il a signalé des amas de cellules arrondies, claires, analogues à celles du tissu conjonctif embryonnaire, entre les tubes séminifères, dans les septa connectifs, sous l'albuginée et dans le corps d'Highmore. Elles perdent ces caractères et deviennent semblables à des cellules plates chez le vieillard. Elles sont vacuolaires, riches en granulations graisseuses et pigmentaires. Les observations de Kölliker ont été faites chez l'Homme.

Quelques années plus tard, Franz Leydig (**1875**) constate l'existence des mêmes cellules chez beaucoup de Mammifères. Il montre qu'elles sont nombreuses chez certaines espèces, assez rares chez d'autres ; il fait remarquer leur abondance chez le Porc, où elles donnent au testicule une « couleur chocolat ». Il en est de même chez le Cheval. Elles sont caractérisées par leur forme, par leur aspect vacuolaire et par l'existence dans leur masse de granulations particulières. Celles-ci ont un aspect graisseux et demeurent insolubles dans l'acide acétique et la soude ; elles sont incolores ou légèrement colorées en jaune. Ces éléments sont disposés en amas et se groupent autour des vaisseaux sanguins. L'auteur en fait des cellules conjonctives analogues aux cellules adipeuses.

La manière de voir de Ludwig (**1862**) est beaucoup moins exacte

[1] M. Charbonnier, vétérinaire de l'abattoir, a bien voulu nous aider dans la recherche de notre matériel ; nous le remercions vivement de sa grande obligeance.

que celle de ses prédécesseurs. Il considère les cellules interstitielles comme des lymphatiques disposés autour des vaisseaux sanguins. Les coupes des lymphatiques représentent des mailles à l'intérieur desquelles on observe des globules blancs, des granulations pigmentaires et graisseuses ; c'est le contenu habituel des lymphatiques ; quand la coupe passe au niveau d'un globule blanc, on a un aspect qui représente celui d'une cellule interstitielle de Leydig ; ce globule représente le noyau et les globules de graisse les granulations de la pseudo-cellule interstitielle.

Les interprétations les plus discordantes et les plus invraisemblables se succèdent à partir de ce moment. L. Letzerich (1868) attribue aux cellules interstitielles la signification de cellules nerveuses multipolaires disposées sous forme de ganglions entre les tubes séminaux ; mais il ne réussit pas à montrer les fibres nerveuses qui doivent en partir. La Valette Saint-George (1871) en fait des éléments énigmatiques, probablement d'origine conjonctive. V. Ebner (1871) les étudie d'une façon plus précise. Ses études portent principalement sur le Rat, accessoirement sur le Lapin, le Chien, le Chat, et l'Homme. Il décrit avec soin la forme irrégulièrement polygonale de la cellule interstitielle, son cytoplasme granuleux chargé de pigment et de graisse, son noyau vésiculeux et quelquefois dédoublé. Il montre que la quantité de graisse et de pigment semble croître directement avec l'âge du sujet. Il constate aussi les rapports de ces cellules avec les vaisseaux, mais ces connexions ne sont pas constantes. De plus, elles existent toujours dans les septa conjonctifs ; aussi admet-il qu'elles représentent des cellules conjonctives profondément transformées. La plupart des auteurs ultérieurs ont partagé dans leur essence les vues de V. Ebner.

Boll, dans deux travaux successifs (1871-1876), arrive à la même interprétation. Le premier de ces travaux porte sur les glandes acineuses en général. L'auteur y décrit incidemment les rapports entre les capillaires sanguins du testicule et les cellules interstitielles. Celles-ci les recouvrent extérieurement, et l'ensemble figure un acinus

glandulaire dont la lumière est représentée par le capillaire sanguin. Dans le second de ces travaux, il considère les cellules interstitielles comme des éléments conjonctifs transformés.

Hofmeister reprend cette question en 1872 et étudie les cellules interstitielles chez beaucoup de Mammifères : Homme, Chien, Taupe, Blaireau, Rat, Lapin, Hérisson, Taureau, Porc. Il montre que leur disposition et leur nombre sont variables suivant les animaux et suivant les stades de l'ontogenèse. Chez le fœtus, le nombre de ces cellules diminue progressivement jusqu'au moment de la naissance et cette diminution continue jusqu'à l'état adulte. Il montre en outre qu'elles ne semblent pas se disposer autour des vaisseaux, comme Ebner l'avait déjà signalé. Enfin il s'étend longuement sur leurs variations spécifiques. Elles présentent un aspect nettement conjonctif chez certains animaux, et un aspect épithélial chez d'autres. Cette observation lui laisse des doutes sur la nature de ces cellules. Il ne donne pas de conclusion ferme sur leur origine et leur signification ; mais il paraît convaincu, sans oser l'affirmer, que ces cellules sont de nature épithéliale.

Mihalcowics a publié sur le même sujet une série de travaux où il soutient successivement des opinions différentes sur la nature et la genèse des cellules interstitielles. Dans un premier travail (1873) il étudie leur morphologie et leur disposition par rapport aux vaisseaux sanguins et lymphatiques ; il les range dans la classe des cellules conjonctives. En 1885, il abandonne cette manière de voir : il compare tout d'abord les éléments interstitiels à ceux du corps jaune de l'ovaire, de la glande coccygienne et de la glande intercarotidienne; puis il admet leur genèse aux dépens des restes embryonnaires des cordons sexuels ; il en fait donc des éléments épithéliaux. Nous le voyons ensuite, dans un dernier mémoire, revenir à sa première opinion (1895).

Henle, en 1874, revient presque à la manière de voir de Letzerich. Il émet l'hypothèse que ces éléments pourraient bien représenter des appareils nerveux terminaux. Harwey (1875) partage une opinion

analogue. Il admet comme LETZERICH que les éléments interstitiels sont des cellules ganglionnaires bipolaires; il leur trouve des prolongements, généralement au nombre de deux; il leur découvre un noyau rond, vésiculeux, uninucléolé comme celui des cellules nerveuses. En même temps, JACOBSON essaye, au moyen de la réaction au chlorure d'or, spécifique des cellules nerveuses, de trancher la question et de les classer d'une manière définitive parmi les éléments nerveux; mais il ne peut y parvenir.

Après les travaux de tous ces auteurs, paraît l'important mémoire de WALDEYER. Celui-ci étudie dans un travail d'ensemble les cellules fixes du tissu conjonctif; il fait des cellules interstitielles un groupe spécial de cellules conjonctives. WALDEYER s'était d'ailleurs occupé des cellules interstitielles dès 1872. Il les avait considérées comme le point de départ d'une tumeur qu'il appelle « angiosarcome plexiforme ». Dans son mémoire d'ensemble sur les cellules du tissu conjonctif (1875) il établit le groupe des *cellules plasmatiques* « Plasmazellen ». Ce sont de grosses cellules sphériques, à protoplasme abondant, qui affectent des rapports étroits avec les vaisseaux sanguins. Il les appelle encore « cellules embryonnaires du tissu conjonctif ». Il forme avec ces gros éléments le genre spécial des « cellules périvasculaires ». Ce sont ses cellules qui remplissent, avec des cellules conjonctives ordinaires, les espaces intertubulaires du testicule. Il retrouve de semblables éléments : 1°) dans la glande coccygienne; 2°) dans la glande intercarotidienne; 3°) dans le tunique adventice des vaisseaux du cerveau; 4°) dans les capsules surrénales; 5°) dans le corps jaune; 6°) dans le pacenta (decidua et serotina).

Après les travaux de KOCHER et GERSTER (1875 et 1876), qui admettent l'origine conjonctive des éléments interstitiels, paraissent deux importants mémoires de EHRLICH (1876-1879). Celui-ci fait observer que, parmi les Plasmazellen de WALDEYER, les unes fixent avec avidité le violet de dahlia en solution alcoolique, les autres restent incolores ou ne prennent qu'une coloration insignifiante. Les cellules interstitielles du testicule rentrent dans cette dernière caté-

gorie avec les cellules du corps jaune, des capsules surrénales, des glandes coccygienne et intercarotidienne, du placenta. Ces éléments méritent le nom de *cellules granuleuses*, si l'on conserve pour les premières celui de cellules périvasculaires.

Les recherches de Krause (1876), de Toldt (1877), de Ludwig Stieda (1877), de Messing (1877), de Frey (1878), de Minot (1879) apportent peu de notions nouvelles à la question des cellules interstitielles. Deux mémoires importants, parus en 1879, vont faire faire à cette question un progrès décisif. Ce sont ceux de Jacobson et de Tourneux.

Jacobson (1879) s'attache à résoudre la question de la nature morphologique de la cellule interstitielle et de son rôle fonctionnel. Il admet, après une étude soigneuse, qu'elle représente un élément conjonctif; il discute la valeur du terme de cellules périvasculaires proposé par Waldeyer et cherche à établir que leur nombre augmente tout d'abord dans l'inflammation du testicule pour diminuer ensuite. Mais il admet que leur fonction demeure, pour ainsi dire, totalement inconnue.

Tourneux (1879) montre que le tissu conjonctif interposé aux canalicules séminifères et que les cloisons plus épaisses émanées du corps d'Highmore renferment des cellules interstitielles qui possèdent la particularité de se charger des gouttelettes graisseuses; celles-ci peuvent se colorer en brun noirâtre et donnent à l'ensemble de l'organe une couleur plus ou moins foncée. De plus ces éléments sont disposés en traînées ou en ilôts le long des vaisseaux sanguins ou sont répandus sans ordre dans les espaces intercanaliculaires. L'étude de leur histogenèse chez le Cheval a donné à l'auteur des résultats intéressants et lui a permis d'identifier les éléments interstitiels du testicule avec ceux de l'ovaire. Ces éléments sont morphologiquement identiques dans les deux ébauches génitales. Par suite du développement, ils produisent chez la femelle les éléments de la paroi du follicule ovarien et, après la déhiscence, ceux du corps jaune; chez le mâle, ils fournissent les cellules interstitielles du testicule. Il assimile ces éléments à ceux de la muqueuse utérine (decidua et serotina), des

capsules surrénales, des glandes coccygienne et intercarotidienne. Il insiste ensuite sur leur nature conjonctive, suffisamment attestée par leur mode de développement, leur disposition et leurs réactions micro-chimiques. Ces observations ont été confirmées par la plupart des travaux ultérieurs.

Nussbaum (1880) admet que les cordons de substance interstitielle du testicule et la substance homologue de l'ovaire proviennent des cordons de l'épithélium germinatif. Ceux-ci sont demeurés à un stade embryonnaire et n'ont pu se constituer ni en canalicules séminifères, ni en follicules de de Graaf. De plus, les cellules interstitielles, tant dans le testicule que dans l'ovaire, sont absolument distinctes des cellules plasmatiques ; les deux formes peuvent en effet coexister l'une à côté de l'autre. Elles n'ont pas les mêmes réactions colorantes : les cellules plasmatiques se colorent par le violet de dahlia (Ehrlich) : les cellules interstitielles et celles du corps jaune n'offrent pas cette réaction. Il montre en outre l'existence constante de ces éléments chez les Oiseaux, Reptiles, Mammifères.

D'après Hansemann (1895), la Marmotte ne présente pas trace de spermatogenèse pendant le sommeil hibernal, et ne possède pas non plus de cellules interstitielles volumineuses. Entre les tubes séminifères on constate seulement de minces cellules fusiformes. Il n'en est pas de même chez les animaux adultes pendant la période estivale ; les cellules interstitielles y sont aussi abondantes que chez le Verrat ; elles donnent l'impression d'un sarcome à grosses cellules. Cette observation fait supposer que les cellules interstitielles ne représentent pas un facteur constant, mais qu'elles peuvent disparaître sous certaines influences pour réapparaître à nouveau.

L'auteur a fait en outre des observations intéressantes chez l'Homme. Il montre tout d'abord que ces cellules sont très nombreuses chez l'embryon humain pendant les derniers temps de la vie intra-utérine. Cette disposition persiste jusqu'au début de la puberté. Dans les premières années de la vie, ces cellules sont remarquables par leur

richesse en protoplasma. Elles disparaissent de plus en plus vers la quatorzième ou quinzième année à cause du développement considérable des canalicules séminifères ; dans le testicule adulte on les trouve sous la forme de petits amas plongés dans la substance conjonctive ordinaire. Souvent elles sont isolées ; mais elles peuvent être réunies par groupes de trois ou quatre. Elles ne présentent aucun rapport avec les canalicules séminifères et la membrane propre, mais se trouvent accolées contre les vaisseaux sanguins et lymphatiques. On ne constate plus dès lors de modifications dans leur manière d'être et dans leur nombre ; chez un Homme de 80 ans, on observe la même disposition. Elles n'ont aucun rapport avec la spermatogenèse. Elles n'offrent aucune modification dans les maladies chroniques qui agissent sur la spermatogenèse et l'arrêtent plus ou moins complètement. Chez un Homme de 73 ans atteint d'orchite, l'auteur a vu des groupes de cellules interstitielles assez volumineuses entre les canalicules atrophiés. Cependant dans les maladies du testicule (orchite tuberculeuse, varioleuse, syphilitique) qui peuvent intéresser l'organe entier, les cellules interstitielles peuvent aussi dégénérer et disparaître. JACOBSON et KOCHER ont déjà signalé ce phénomène.

On peut au contraire constater une augmentation du nombre des cellules interstitielles dans les états chroniques cachectisants ; ce fait s'observe assez régulièrement dans la phtisie chronique, la cachexie cancéreuse et syphilitique, dans l'anémie pernicieuse. Dans ce dernier cas, les cellules interstitielles peuvent devenir aussi abondantes que chez le Porc ; elles s'accroissent en nombre aux dépens des cellules fusiformes du tissu conjonctif.

L'auteur pense que les cellules interstitielles ne servent pas seulement de cellules de soutènement, mais qu'elles représentent un organe particulier ayant une fonction physiologique spéciale. Elles peuvent en outre représenter le point de départ de certaines tumeurs du testicule (sarcome à grosses cellules).

REINKE (1896) étudie les cellules interstitielles de l'Homme et y

découvre les cristaux qui portent actuellement son nom. Il se défend d'élucider le rôle de ces cellules, mais il croit que ses observations pourront contribuer à résoudre cette question. Il trouve chez un supplicié de 25 ans un grand nombre de cellules interstitielles. Les unes sont plus colorables que les autres ; par place elles semblent dégénérées. Elles sont entourées d'une lymphe abondante qui remplit le tissu interposé aux canalicules séminifères. Un grand nombre de ces cellules renferment des corps semblables à des cristaux. Ceux-ci n'existent pas seulement dans le corps cellulaire, mais encore en dehors de celui-ci, dans le tissu conjonctif et dans la lymphe, là où les cellules paraissent être en dislocation. Il est remarquable aussi qu'en ces derniers endroits la lymphe se colore intensivement et de la même manière que les cristaux. La taille de ces cristaux est variable. Il les a trouvés dans tous les testicules contenant des spermatozoïdes sauf chez un enfant de 15 ans et un Homme de 65 ans. Ils manquaient aussi chez un cryptorchide avec atrophie. On les trouve en grande abondance chez les tuberculeux avec ou sans spermatogenèse.

D'après l'auteur, ces cristaux représentent une forme particulière du produit sécrété par les cellules interstitielles. Cette sécrétion est reprise par les lympathiques et conduite dans le sang. L'auteur se demande si elle ne possède pas un certain rapport avec la spermatogenèse et peut-être avec l'appétit sexuel. Mais cette dernière hypothèse lui paraît cependant par trop audacieuse.

O. Lubarsch (**1896**) porte également ses recherches sur le testicule de l'Homme sain et malade. Dans un testicule d'un Homme mort de tuberculose et pris vingt-huit heures après la mort, il a vu des cristalloïdes octaédriques, pointus au niveau de leurs extrémités, longs de 15 à 25 μ, larges de 2 à 3 μ. On les trouve constamment dans les testicules pubères, mais leur nombre est variable. Ils sont situés dans les cellules de l'épithélium séminal, quelquefois entre les cellules, et très rarement dans la lumière des canalicules. On les rencontre aussi dans des testicules fixés à l'état frais. Ce sont donc des formations

normales du testicule *en activité*. L'existence de ces cristaux est en rapport avec l'activité physiologique du testicule et avec la formation du sperme. Ils sont appelés par l'auteur cristaux de Charcot.

On observe également dans le testicule de l'Homme des cristaux plus petits (cristaux de Lubarsch). Il ne sont pas octaédriques, mais fusiformes et amincis au niveau de leurs extrémités. On les rencontre dans les spermatogonies et seulement dans les spermatogonies.

Enfin l'auteur a retrouvé également les cristaux de Reinke. Il les considère comme des formations constantes des cellules interstitielles du testicule normal. Pour ce qui concerne les testicules malades, Lubarsch confirme Reinke ; il a vu comme lui une augmentation considérable des cristaux dans les cellules interstitielles chez le tuberculeux, et une augmentation du nombre des cellules interstitielles (comme Hansemann). Il croit que la formation des cristalloïdes est l'expression d'un processus dégénératif dans la vie de la cellule, plutôt qu'un processus évolutif.

En 1897, Lenhossèk fait sur les éléments interstitiels une étude cytologique beaucoup plus approfondie que celle de ses devanciers. Cette étude s'adresse au testicule humain. En traitant les coupes par la laque ferrique d'hématoxyline, on aperçoit dans la cellule interstitielle un noyau arrondi, riche en chromatine avec un beau nucléole. Ce noyau n'est jamais situé dans le milieu de la cellule, mais toujours dans un coin. Au milieu de la cellule se trouve un amas cytoplasmique plus sombre. Cet endoplasme grossièrement granuleux est entouré d'un ectoplasme clair, finement granuleux ; la limite entre les deux est parfois bien tranchée, parfois moins nette. On retrouve ce champ central dans les cellules à deux noyaux qui ne sont pas rares. L'aspect ainsi obtenu peut être rapproché de celui de la sphère observé dans de nombreux éléments par différents auteurs.

Au milieu de l'endoplasme, Lenhossèk a constaté un petit champ clair assez semblable à une sphère à l'intérieur duquel on trouve souvent un ou deux grains colorés en noir (diplososme). L'in-

constance de ces grains et la présence, dans d'autres parties de la cellule, de grains absolument semblables ne permet pas de les considérer avec certitude comme des centrosomes. On retrouve les mêmes grains chez le Chat où ils présentent le même aspect que chez l'Homme. Dans un certain nombre de cellules représentées par l'auteur il est incontestable qu'on se trouve en présence de centrosomes.

Lenhossék retrouve en outre dans le testicule humain les cristaux décrits par Lubarsch et Reinke.

Pour ce qui concerne l'origine des cellules interstitielles, l'auteur n'admet pas qu'elles se développent aux dépens des éléments conjonctifs; ce sont des restes du testicule embryonnaire, comme l'admettent Stieda, Messing, Mihalcowics, Böhm et Davidoff.

Lenhsossék s'appuie sur les arguments suivants pour démontrer le bien fondé de son hypothèse. Les cellules interstitielles forment un complexus dont l'arrangement présente un aspect épithélial. Leur structure ne les rapproche nullement des cellules conjonctives. D'autre part, la présence des cristalloïdes dans les cellules interstitielles les éloigne des éléments conjonctifs où on n'a jamais rencontré de semblables formations. Un argument assez sérieux qui pourrait faire admettre leur origine conjonctive consiste dans l'augmentation du nombre de ces cellules dans certains testicules pathologiques (Hansemann). Mais de l'avis de Hansemann lui-même, les nouvelles cellules qui apparaissent dans ces testicules sont seulement semblables aux cellules interstitielles et il n'est pas possible d'affirmer qu'elles leur sont absolument homologues.

Pour ce qui concerne le rôle des éléments interstitiels, Lenhossék pense qu'ils accumulent le matériel nutritif destiné aux éléments séminaux. Le fait qu'on ne trouve des cristalloïdes que dans les testicules mûrs et en pleine activité sert de base à l'auteur pour soutenir son hypothèse.

Bardeleben (1897) admet qu'il existe des échanges certains de produits entre les cellules interstitielles et les cellules séminales au

travers de la membrane propre. Il admet de plus que les cellules interstitielles elles-mêmes passent à l'intérieur des canalicules et viennent y constituer les cellules nourricières ou de Sertoli. La grande ressemblance qui existe entre les cellules interstitielles et les cellules de Sertoli lui fait admettre l'existence d'un tel passage. Ajoutons qu'aucune observation précise n'est venue confirmer cette étrange manière de voir.

J. Plato (1897) étudie les cellules interstitielles chez un grand nombre de mammifères (*Canis, Lepus, Ursus, Macropus, Lutra, Mustela, Cynocephalus*, etc...) et cherche à élucider leur signification morphologique et physiologique. Il montre tout d'abord que ces éléments sont de nature conjonctive; en suivant leur développement chez des embryons de Chat et chez d'autres animaux jeunes, il a pu observer tous les stades de transition entre la cellule conjonctive et la cellule interstitielle. Quand ces cellules sont développées, elles se caractérisent par l'apparition dans leur cytoplasme de granulations graisseuses et pigmentaires. On trouve également, au cours du développement et dans le testicule en activité, de semblables enclaves à l'intérieur des tubes séminifères, surtout contre la face interne de la membrane d'enveloppe. Leur mode de répartition entre les tubes ou dans les tubes séminifères peut se faire selon trois types.

Dans un premier type, on rencontre une grande quantité de graisse dans les tubes séminifères et très peu entre les tubes (par exemple chez la Souris). Dans un deuxième type, il existe beaucoup de graisse entre les tubes et peu de graisse à leur intérieur (par exemple chez le Chat). Dans un troisième type, on rencontre du pigment entre les tubes et de la graisse dans leur lumière (par exemple chez le Cheval). On voit donc qu'il existe un rapport inverse entre la quantité de graisse intertubulaire et la quantité de graisse intratubulaire. La question qui se pose est de savoir comment ces enclaves arrivent à pénétrer à l'intérieur des canalicules. L'auteur admet que les granulations graisseuses émigrent dans les canalicules grâce à l'existence de pores très fins qui, de distance en distance, perforent

la membrane propre. Elles cheminent ensuite dans le protoplasme des cellules de Sertoli jusqu'à la base des digitations cytoplasmiques sur lesquelles viennent s'insérer les spermatides pendant leurs métamorphoses. Plato admet aussi, comme Lenhossék, que la graisse peut passer au travers de la membrane propre à l'état de dissolution. Ces matériaux servent évidemment à la nutrition des spermatozoïdes. De plus, les cellules interstitielles renferment, chez l'Homme, des cristalloïdes déjà décrits par Reinke et Lubarsch. Ces cristalloïdes apparaissent ausssi bien dans les testicules actifs que dans les testicules inactifs. On les rencontre quelquefois en grande abondance. D'après l'auteur, cette abondance indique qu'il existe un rapport inverse entre l'arrivée des matériaux nutritifs et l'utilisation de ces matériaux par la glande génitale. Ainsi sont-ils particulièrement nombreux chez les individus malades ou dans la période qui précède la mort.

Les cellules interstitielles sont placées, chez l'animal et chez l'Homme, entre les capillaires sanguins et les produits sexuels. Elles prennent au liquide sanguin leur matériel de réserve et le distribuent ensuite aux cellules séminales. Il faut donc les considérer, dans leur ensemble, comme un organe trophique, destiné à régulariser la distribution aux cellules séminales des matériaux nutritifs amenés par la voie vasculaire.

H. Beissner (1898) a retrouvé entre les canalicules séminifères, chez le Chat adulte, les cellules interstitielles observées par Plato. Comme ce dernier auteur, il a vu dans leur protoplasme un grand nombre de granulations noircies par l'acide osmique. Il fait observer qu'en beaucoup d'endroits la substance interstitielle n'est pas représentée entre les tubes séminifères. Aussi met-il en doute la nécessité de la graisse sécrétée par la substance interstitielle pour la nutrition des cellules séminales. Il ne pense pas non plus que les granulations graisseuses puissent passer au travers de pores ou stomates percés dans la membrane propre des canalicules. Il a recherché en vain l'existence des pores décrits par Plato. De plus, on ne peut admettre le passage de

la graisse sous forme de granulations au travers de ces canalicules. Il a constaté, en effet, que chaque complexus de cellules interstitielles est entouré d'une membrane propre, dépourvue de noyaux, qui rend impossible le passage en nature des gouttelettes graisseuses. Il ne peut confirmer l'existence d'un courant de granulations colorables par l'acide osmique qui partirait des cellules interstitielles pour se rendre dans les cellules de Sertoli ; il ne se rend pas compte en vertu de quelle force ces courants auraient pu s'établir. Aussi, d'après lui, la graisse que l'on observe dans les tubes séminifères est absorbée à l'état de dissolution par les cellules de Sertoli ; cette absorption doit être comparable à celle qui se réalise dans les cellules intestinales au cours de la digestion.

Mathieu (1898) tire les conclusions suivantes de son étude sur la cellule interstitielle et ses produits de sécrétion : « Seul le testicule adulte est apte à contenir des cristalloïdes. La présence de cristalloïdes réclame deux conditions essentielles qui sont : 1° l'intégrité de la cellule interstitielle ; 2° la non utilisation de ses produits de sécrétion. La quantité de cristalloïdes est en raison directe de la production des matériaux nutritifs (par conséquent de l'activité et du nombre des cellules interstitielles) et en raison inverse de l'utilisation de ces matériaux (activité de la spermatogenèse, dépense de sperme).

La cellule interstitielle de certains animaux sécrète aussi une substance analogue aux cristalloïdes de l'Homme (filaments cristalloïdiens, cristalloïdes)... Nous pouvons donc considérer les cristalloïdes du testicule comme des matériaux sécrétés par les cellules interstitielles et destinés à être utilisés par les cellules séminales dans la production des spermatozoïdes.

« En dehors de son rôle sécrétoire, la cellule interstitielle semble douée d'un autre rôle actif, se traduisant par l'envahissement et la destruction des tubes séminifères dont le rôle serait terminé au point de vue spermatogénétique. »

F. Friedmann (1898) cherche à résoudre les deux questions suivantes : 1° Quelle est la nature de la substance interstitielle ;

2° quelle est la signification physiologique de cette même substance.

Dans la première partie de son mémoire, il confirme les données de Plato et de Hofmeister ; les cellules interstitielles proviennent de la transformation des cellules conjonctives intertubulaires. Chez les embryons de Cochon ou chez de très jeunes Chats, on peut voir dans les espaces intertubulaires tous les intermédiaires entre la cellule conjonctive et la cellule interstitielle. Il en est de même chez certains Vertébrés inférieurs (*Rana vulgaris*, *Rana fusca*, *Bufo vulgaris*) et certains Invertébrés (*Paludina vivipara*).

L'auteur recherche la signification de la substance interstitielle en étudiant les différentes manières d'être du testicule chez la Grenouille et le Crapaud, animaux à activité spermatogénétique périodique. Il met en évidence, chez ces animaux, les relations étroites qui existent entre la spermatogenèse et l'appareil interstitiel. Pendant l'hiver, les tubes séminifères sont au repos et sont séparés les uns des autres par du tissu conjonctif peu abondant. Pendant l'été et pendant l'automne, la spermatogenèse s'établit, et, en même temps, on constate le développement des cellules interstitielles aux dépens des cellules conjonctives intertubulaires. A la fin d'octobre et pendant l'hiver, l'appareil interstitiel dégénère et disparaît. De plus, chez *Rana viridis* où, dans un même testicule, on peut rencontrer tous les stades de la spermatogenèse, les cellules interstitielles sont peu développées au niveau des tubes au repos et sont richement représentées au niveau des tubes qui se trouvent en pleine spermatogenèse. Ces faits confirment les observations de Hofmeister et Hansemann chez la Marmotte. Il existe donc entre le tube séminifère et l'appareil interstitiel une véritable corrélation organique qui met hors de doute l'existence des étroites relations fonctionnelles qui les relient l'un avec l'autre.

L'auteur se demande quelles peuvent bien être ces relations fonctionnelles. En traitant par un liquide osmiqué les testicules de Grenouille pendant l'automne, on met en évidence des granulations graisseuses dans les cellules interstitielles et dans les tubes sémini-

fères. On est donc amené à penser que les cellules interstitielles fabriquent les substances nutritives nécessaires aux cellules séminales. Nous avons vu que telle est la conclusion de Plato. Friedmann ne partage pas cette manière de voir. Il montre que chez *Rana viridis* les premières granulations graisseuses apparaissent à l'intérieur des tubes séminifères ; à ce moment les cellules interstitielles n'en renferment pas encore. Cette première provision de matériaux nutritifs est élaborée pendant les premières multiplications des cellules sexuelles. Le matériel nutritif dont l'épithélium séminal aura besoin ultérieurement sera fourni par les cellules interstitielles. Elles fabriquent à ce moment des sphérules graisseuses qui pénètrent en masse dans les tubes séminifères. D'après l'auteur, la graisse pourrait pénétrer à l'intérieur des tubes sous la forme de granulations. De distance en distance, on voit des traînées de grains noirâtres partir de la substance interstitielle pour gagner la région interne des canalicules. Mais il croit aussi qu'elle peut diffuser au travers de la membrane. Une fois parvenues dans la lumière canaliculaire, ces granulations sont absorbées par les cellules séminales. Mais on ne les voit que dans les spermatides pendant leurs transformations en spermatozoïdes. Elles représentent évidemment la substance aux dépens de laquelle les zoospermes se nourrissent pendant leurs métamorphoses. Comme Plato et Beissner, Friedmann admet donc que la substance interstitielle du testicule constitue un organe trophique pour les éléments séminaux des tubes séminifères.

En 1899, Regaud étudie les cellules interstitielles du testicule du Rat. Les principaux résultats obtenus pas cet auteur se trouvent dans un travail publié l'année suivante par un de ses élèves, L. Sénat. Il y a, d'après Regaud et Sénat, quatre types principaux de cellules interstitielles : Le type jeune, le type adulte, le type sénile, le type décrépit. Les cellules du type jeune sont parfois difficiles à distinguer de certains leucocytes et de certaines cellules accolées à la paroi des vaisseaux. Le noyau arrondi est légèrement aplati en un point et à ce niveau on trouve un diplosome déjà signalé par Lenhos-

sék. Le protoplasma est homogène et renferme parfois du pigment. Dans les cellules du type adulte, le noyau est gros et se divise souvent par amitose ; le protoplasme granuleux renferme de petites vacuoles. La safranine peut exceptionnellement mettre en évidence des corpuscules de Russel. La présence du diplosome est moins constante. On trouve souvent deux noyaux dans les cellules du type sénile. Les limites du corps cellulaire deviennent indistinctes et le protoplasme se creuse de vacuoles. Le diplosome est rare. Les cellules décrépites sont des « cadavres déformés de cellules interstitielles, que l'on trouve en abondance variable dans tous les testicules du Rat adulte. »

Les cellules interstitielles viennent de « cellules mesodermiques jeunes, périvasculaires » métamorphosées. Ces dernières « dans l'immense majorité des cas font partie de l'adventice des artérioles, ou bien sont adjacentes à la paroi des capillaires. ». Leur origine est douteuse ; ce sont des cellules conjonctives ou des leucocytes qui leur donnent naissance.

Enfin Sénat admet que les cellules interstitielles élaborent les matériaux nutritifs destinés à l'épithélium séminal.

Nous venons de passer en revue les travaux des auteurs qui se sont occupés des cellules interstitielles. Mais nous n'avons pas fait figurer dans ce résumé bibliographique les histologistes qui ont étudié ces éléments dans les testicules cryptorchides. Nous nous en occupons dans la deuxième partie de notre mémoire.

Toutes ces recherches nous montrent donc que les éléments interstitiels possèdent un habitus analogue chez les différentes espèces où on les a signalés. Leur matériel de sécrétion paraît cependant différer suivant l'espèce animale.

Nous avons vu que les cristalloïdes de Reinke, par exemple, n'ont encore été signalés que chez l'Homme ; le pigment se rencontre fréquemment ; enfin la graisse existe chez l'immense majorité des animaux étudiés.

Les opinions des auteurs diffèrent au sujet de l'ontogenèse des cellules interstitielles. Pour les uns (Stieda, Messing, Bardeleben, Mihalcowics, Boehm et Davidoff, Lenhossèk), elles représentent des restes embryonnaires et ont une origine épithéliale. Pour d'autres (Leydig, von Ebner, Tourneux, Hansemann, Plato, Friedmann, Regaud, Sénat, Félizet et Branca), elles sont d'origine conjonctive. Elles pourraient également dériver des leucocytes d'après Regaud et Sénat.

Les rapports des cellules interstitielles avec les vaisseaux sanguins constituent une donnée morphologique importante au sujet de laquelle l'accord ne semble pas établi. D'une façon générale, les éléments interstitiels se trouvent dans le voisinage des vaisseaux sanguins; mais, tandis que certains auteurs admettent qu'ils sont nettement orientés autour des vaisseaux, pour d'autres ils ne présentent pas cette disposition périvasculaire.

On conçoit facilement que ces divergences sur l'origine et les rapports des cellules interstitielles s'accompagnent d'opinions diverses et contraires sur leur signification physiologique. Nous ne rappellerons que pour mémoire la conception de Letzerich et Harwey qui en font des cellules ganglionnaires et de Henle qui les considère comme des appareils nerveux terminaux. La Valette Saint-George, von Ebner, Jacobson leur attribuent un rôle énigmatique. De nombreux auteurs les conçoivent comme des éléments trophiques destinés à assurer la nutrition des cellules séminales (Leydig, Plato, Beissner, Mathieu, Friedmann, Regaud, Sénat). Nous rappellerons enfin que Reinke a émis timidement l'hypothèse que ces cellules produisent une sécrétion interne qui aurait certains rapports avec l'ardeur génitale. Tout en considérant les cellules interstitielles comme des éléments élaborateurs d'un matériel nutritif destiné à l'épithélium séminal, Regaud se demande également si elles ne seraient pas un agent de la sécrétion interne mise en évidence par Brown-Séquard.

C. — Exposé des faits

A). Les éléments interstitiels chez le Cochon de lait et le Verrat

Les cellules interstitielles présentent un développement considérable chez le Cochon de lait et le Verrat. Un grand nombre d'auteurs ont signalé cette particularité dès les premières recherches sur le sujet qui nous intéresse (Leydig, Hansemann, Tourneux, Friedmann etc., et tout récemment Cl. Regaud). C'est pourquoi nous commencerons notre description par cet objet remarquable.

I.— Étude histologique.— Nous n'avons pas eu à notre disposition une série suffisamment complète d'embryons de Porc ; aussi ne nous occuperons-nous pas ici de l'histogenèse des cellules interstitielles. L'analyse méthodique de leur première différenciation dans cet objet favorable nous aurait montré la nature des éléments aux dépens desquels elles se constituent. Cette question demeure toujours controversée, puisque des auteurs récents discutent encore leur origine soit conjonctive, soit épithéliale. Nous nous proposons de revenir sur ce sujet dans un travail ultérieur.

1. — L'appareil interstitiel présentait un développement très accentué dans les testicules des Cochons de lait les plus jeunes que nous ayons étudiés. On observe les détails suivants quand on les examine à un grossissement très faible. Le parenchyme testiculaire apparaît tout d'abord comme cloisonné par des tractus conjonctifs assez épais. Ceux-ci partent du corps d'Highmore, lequel est situé presque dans la région axiale du testicule et se dirigent en divergeant vers l'albuginée. Les grosses travées conjonctives renferment des vaisseaux volumineux (artères et veines). Elles découpent dans la substance testiculaire de vastes territoires, de forme irrégulièrement triangulaire. Ce sont les *lobes testiculaires*. Les travées qui les séparent peuvent être désignées sous le nom de *travées interlobaires*.

Celles-ci émettent à l'intérieur des lobes des expansions conjonc-

tives plus délicates. Ce sont les *travées intralobaires* qui s'anastomosent les unes avec les autres et limitent des territoires plus petits, de forme irrégulièrement arrondie ou polyédrique (fig. 1); on peut les appeler *lobules testiculaires*.

Les lobules testiculaires sont constitués par des tubes séminifères noyés dans un système interstitiel volumineux. Celui-ci forme la masse principale du lobule. Les tubes séminifères contenus dans chaque lobule sont en petit nombre, mais ce nombre paraît assez variable. La taille des lobules varie aussi dans d'assez grandes proportions. Certains peuvent atteindre quatre ou cinq fois la taille des plus petits. Le nombre des tubes séminifères qu'ils renferment varie évidemment avec leur taille. Il est difficile de s'en rendre un compte exact; les canalicules présentent, en effet, des sinuosités et des reploiements et le même canalicule peut être intéressé par la coupe sur plusieurs points de son parcours. En général, on compte de 8 à 12 tubes séminifères dans chaque lobule ; mais il n'est pas rare d'en compter de 15 à 20.

Les cellules interstitielles sont disposées suivant un ordre particulier dans les testicules de ces jeunes animaux. Les unes sont orientées assez régulièrement autour des tubes séminifères; les autres sont situées entre ces tubes; les autres enfin occupent les travées interlobaires.

Les canalicules séminifères occupent le centre des lobules. Une grande quantité de tissu interstitiel constitue autour d'eux une sorte de système périlobulaire. On aperçoit, en effet, en dedans des travées interlobulaires, des cloisons conjonctives très minces et très délicates, qui dessinent une série de zones concentriques à la périphérie du lobule; ces cloisons sont parallèles aux travées interlobaires et sont très rapprochées les unes des autres. Une ou deux rangées de cellules occupent l'espace qui les sépare. Ces cellules interstitielles sont donc dispersées en longues files emboîtées concentriquement les unes dans les autres. Entre ces files et à l'intérieur des minces cloisons conjonctives intralobulaires, on observe un grand nombre de vaisseaux

capillaires gorgés de globules sanguins. Ce système périlobulaire s'étend entre les cloisons intralobaires jusqu'à une certaine distance des tubes séminaux. A ce niveau, les travées conjonctives se dissocient en lames plus minces qui se dirigent vers le centre du lobule, s'entrecroisent et s'anastomosent tout en conservant leur orientation générale autour de chaque tube séminifère. Les cellules interstitielles sont disposées en séries entre ces lames conjonctives et gardent la même direction. Elles figurent ainsi un système inclus dans le premier qui entoure immédiatement les tubes séminaux et les sépare les uns des autres. On peut le désigner sous le nom de système intralobulaire. Comme le précédent il se distingue par sa richesse en capillaires sanguins.

Enfin, on constate également des rangées de cellules interstitielles dans les cloisons conjonctives qui séparent les lobules les uns des autres. Ces rangées sont minces et sont constituées le plus souvent par une ou deux files de cellules. Les grosses travées septales qui isolent les lobes les uns des autres sont également remplies de cellules interstitielles. Les lames conjonctives qui les constituent logent des amas de cellules interstitielles souvent assez volumineux. Ces systèmes *interlobulaires* et *interlobaires* sont tout à fait indépendants des systèmes précédemment décrits. Leurs cellules constitutives paraissent être surtout abondantes autour des vaisseaux sanguins.

Ce premier examen à un faible grossissement, nous renseigne donc sur la topographie générale du parenchyme testiculaire chez le jeune Cochon de lait. Il en résulte ce fait important que la substance interstitielle présente une relation évidente avec les tubes séminifères qui paraissent commander leur disposition. Les systèmes interlobulaires et interlobaires paraissent seuls échapper à cette orientation générale et offrir une indépendance complète vis-à-vis des systèmes centrés autour des tubes séminifères.

Examinons maintenant ces organes à un grossissement plus considérable et portons successivement notre attention sur les tubes sémi-

nifères et sur l'appareil interstitiel. Les tubes séminifères nous offrent la structure des tubes séminifères embryonnaires. Ils renferment les deux sortes de cellules que l'on a rencontrées chez tous les Mammifères étudiés à ce point de vue et à une période homologue de leur évolution (Biondi, Hermann, La Valette Saint-George, Benda, Balbiani, Mathias Duval, Prenant, etc...). On y observe de grandes cellules à protoplasme abondant, délimité par une membrane nette ; leur noyau est volumineux et peu chromatique. Un amas cytoplasmique et très colorable se trouve accolé au noyau ; c'est sans doute le représentant de l'*idiozome* décrit par Meves dans les cellules séminales adultes. Ce sont les *ovules mâles, grandes cellules sexuelles* ou *grandes cellules germinatives*. Elles sont peu nombreuses par rapport aux autres éléments qui tapissent la face interne de la membrane propre. Ces éléments sont constitués par des noyaux très serrés les uns contre les autres et semés dans un cytoplasme indivis. Ils sont ovalaires et leur grand axe est dirigé perpendiculairement à la face interne de la membrane propre. Ce sont les *cellules épithéliales, cellules folliculeuses, petites cellules germinatives* des auteurs. C'est à tort qu'on leur donne le nom de cellules, puisque ces noyaux ne sont pas entourés de territoires cytoplasmiques distincts.

Ces *petits noyaux germinatifs* et le cytoplasme où ils sont plongés constituent un blastème dans lequel on observe un certain nombre d'enclaves. Si on examine une coupe d'un objet fixé par un liquide osmiqué, comme le liquide de Flemming par exemple, on remarque dans ce cytoplasme un grand nombre de gouttelettes colorées en noir.

Elles sont constituées par une substance analogue à de la graisse. Elles sont volumineuses et abondantes surtout dans la région centrale du tube séminifère, en dedans du revêtement des petits noyaux germinatifs. Elle le sont beaucoup moins contre la face interne de la membrane propre, entre les petits noyaux germinatifs où elles constituent de très fines granulations. Cette graisse représente sans doute un des matériaux nutritifs que les éléments séminaux utilisent pendant leurs multiplications.

D'où provient cette graisse? Autrement dit, comment et aux dépens de quelle substance se réalise la nutrition des éléments constitutifs du jeune tube séminifère? Si nous examinons les cellules insterstitielles qui entourent ces tubes, on voit qu'elles renferment, en petite quantité, de fines granulations noircies également par l'acide osmique. Ces granulations passent-elles dans les tubes séminifères? Les cellules interstitielles du testicule jeune servent-elles à nourrir les éléments constitutifs de ces canalicules séminifères? Il nous est difficile de répondre à cette question. On ne voit jamais de passage direct des granulations graisseuses contenues dans les cellules interstitielles à l'intérieur des canalicules séminifères. On ne voit rien d'analogue à ce que Plato a signalé chez le Chat adulte. De plus, la taille des granulations contenues dans les cellules interstitielles et celle des granulations intratubulaires est tout à fait différente, comme leur aspect d'ailleurs. D'autre part, il existe des tubes séminifères sans graisse qui sont entourés de cellules interstitielles graisseuses et inversement des tubes séminifères bourrés de graisse entourés de cellules interstitielles qui en sont dépourvues. On rencontre tous les intermédiaires entre ces deux extrêmes.

Le graisse intertubulaire passe peut-être dans les tubes, après dédoublement, au travers de la membrane propre. Un examen direct ne permet pas de trancher la question. Mais ce passage est possible, d'autant que la disposition morphologique du lobule testiculaire fait pressentir une corrélation physiologique étroite entre l'appareil interstitiel et les tubes séminifères.

Les cellules interstitielles dans ces jeunes testicules sont pour la plupart petites et peu avancées dans leur évolution. Beaucoup d'entre elles, cependant, sont développées et ont atteint des dimensions considérables. On observe de tels éléments à la périphérie des lobules surtout et dans les systèmes interlobaires et interlobulaires. Les cellules intralobulaires les plus centrales conservent encore de faibles dimensions; elles sont formées d'un noyau et d'une mince couche de cytoplasme périnucléaire. On trouve également à ce niveau un grand

nombre de petites cellules irrégulières ou fusiformes, analogues à des cellules de tissu conjonctif jeune. On rencontre tous les intermédiaires entre ces éléments et les cellules interstitielles nettement différenciées. Cette observation paraît indiquer que les cellules interstitielles se différencient aux dépens de cellules conjonctives, si nous admettons toutefois que les éléments fusiformes doivent être rangés dans cette classe de cellules. L'examen de testicules d'autres animaux jeunes nous conduit à la même conception. Nous sommes donc tentés de nous ranger à l'opinion des auteurs qui admettent l'origine conjonctive des cellules interstitielles (Leydig, von Ebner, Tourneux, Hansemann, Plato, Friedmann, Sénat, Regaud, Félizet et Branca).

Nous étudierons plus loin les transformations cytologiques qui se passent dans ces cellules interstitielles depuis leur première différenciation jusqu'à leur développement complet.

2. — Examinons maintenant un testicule de Cochon de lait beaucoup plus avancé au point de vue du développement de l'appareil interstitiel. De tels organes sont plus volumineux que les précédents ; sur une section transversale, observée à frais et à l'œil nu, on voit que l'aspect de la glande génitale s'est modifié sensiblement. Le premier organe offrait une coloration à la fois rose et légèrement brunâtre ; le second est brun chocolat. Certains auteurs (Mihalcowics, Tourneux, Hansemann etc...) ont déjà décrit cette teinte spéciale du testicule chez le Verrat. Elle serait due à la présence, dans les cellules interstitielles, d'une matière pigmentaire que nous n'avons pu observer sur nos préparations et qui doit se dissoudre dans les liquides qui servent à la fixation et à la pénétration des pièces par la paraffine.

Si on examine une coupe d'un semblable testicule, on observe, au premier coup d'œil, que l'appareil interstitiel présente un développement énorme. Sa masse paraît avoir doublé de volume si on la compare à celle du testicule précédent. L'immense majorité des cellules interstitielles sont devenues très volumineuses, paraissent avoir

atteint leurs dimensions maxima, et remplissent les vastes intervalles qui séparent les tubes séminifères les uns des autres. Elles donnent l'impression de se trouver en pleine activité (fig. 3).

L'examen des tubes séminifères nous indique tout de suite que l'augmentation de volume du testicule n'est pas due à leur développement. Ils présentent toujours les mêmes dimensions transversales ; ils offrent toujours la même structure ; ils renferment toujours uniquement de grandes cellules germinatives et de petits noyaux germinatifs. Ceux-ci sont aussi serrés les uns contre les autres que dans l'organe précédent et montrent très rarement des indices de mitoses. Ces tubes séminifères offrent beaucoup de granulations graisseuses : sur des organes fixés au moyen du liquide de Flemming, on aperçoit un grand nombre de globules noirâtres dans les mailles du blastème testiculaire, en dedans des petits noyaux germinatifs.

Le développement de l'appareil interstitiel a modifié l'aspect de la glande très jeune. Les lobes et les lobules sont moins distincts. Les lobes demeurent toutefois assez nettement visibles à cause des septa conjonctifs volumineux qui les séparent. Mais les travées conjonctives intralobaires, qui délimitaient nettement les lobules les uns des autres, se sont presque totalement effacées. Leurs cloisons constitutives ont été progressivement distendues, écartées par le développement des cellules interstitielles qui constituaient, dans le stade antérieur, les systèmes interlobulaires. Les lobules, cependant, se distinguent encore avec netteté. Ils se distinguent par l'orientation des cellules interstitielles qui conservent la même disposition générale que dans l'exemple précédent. Ces cellules sont rangées en travées qui sont emboîtées assez régulièrement les unes dans les autres et qui entourent concentriquement les groupes de tubes séminifères. Les systèmes périlobulaires et interlobulaires s'étant considérablement accrus par l'augmentation de volume des cellules, les groupes de tubes séminifères sont dès lors séparés par des espaces considérables. Les cellules situées entre les tubes séminifères

ont également subi le même processus. Aussi les tubes sont-ils beaucoup plus écartés les uns des autres que dans les stades moins avancés de l'évolution de la glande.

L'examen de semblables coupes à un fort grossissement montre que la plupart des cellules interstitielles sont en plein fonctionnement; il montre aussi la vascularisation intense de l'organe interstitiel. Nous pouvons donc conclure de cette étude que *l'appareil interstitiel atteint tout son perfectionnement morphologique à un stade de l'ontogenèse où la glande séminale présente encore tous ses caractères embryonnaires. Elle se développera encore, mais elle ne changera plus d'aspect. Il existe donc une indépendance évidente entre le développement de l'appareil interstitiel et celui de la glande séminale.* Il en est sans doute de même au point de vue fonctionnel : l'appareil interstitiel fonctionne longtemps avant la glande génitale qui se trouve, à ce moment, au repos presque complet.

3. — L'aspect du testicule (fig. 4) se modifie profondément à une période encore plus avancée. Cet organe devient rapidement beaucoup plus volumineux. Cet accroissement est dû surtout aux transformations des tubes séminifères. Leur diamètre atteint le double de ce qu'il était dans l'exemple cité antérieurement ; leur lumière centrale s'est accrue, mais leurs cellules constitutives ne paraissent pas avoir augmenté de nombre ; les petits noyaux germinatifs sont disposés les uns à côté des autres contre la face interne de la membrane propre ; au stade antérieur, ils étaient très serrés et semblaient même, sur des coupes un peu épaisses (10 μ), chevaucher souvent les uns sur les autres. La membrane propre s'est épaissie et les petits noyaux germinatifs, ayant plus d'espace pour se loger, se sont écartés sensiblement les uns des autres. On distingue toujours, parmi ces noyaux, les grandes cellules germinatives ou ovules mâles. Un certain nombre de ceux-ci montrent des signes dégénératifs semblables à ceux que l'un de nous a décrits à propos de ces éléments chez le Rat et le Cobaye. Un symptôme involutif assez fréquent chez le Cochon de lait consiste dans l'apparition d'amitoses nucléaires ;

ce processus ne paraît pas atteindre souvent le cytoplasma des grandes cellules germinatives ; il se réalise par une fissuration étroite et linéaire qui se produit en face de l'idiozome. Nous nous trouvons donc, dans cet objet, en présence du stade qui précède immédiatement la préspermatogenèse.

Les tubes séminifères, dans leur développement, ont refoulé devant eux la substance interstitielle. Celle-ci paraît infiniment moins abondante dans ces organes qu'au stade précédent. En réalité, elle a conservé le même volume total : elle a sans doute même augmenté sa masse ; mais les tubes séminifères ne sont plus séparés que par des travées de cellules interstitielles beaucoup moins épaisses qu'antérieurement. Sur des coupes très étendues, on peut encore distinguer les lobules ; leurs anciennes limites sont marquées par des zones larges où la substance interstitielle est plus abondante qu'ailleurs. Mais cette observation est assez difficile, et, à un stade plus avancé, elle devient impossible. Les tubes séminifères acquièrent alors, à peu de chose près, les dimensions qu'ils auront à l'état adulte et les rapports réciproques de volume entre la substance séminale et la substance interstitielle se trouvent dès lors à peu près établis.

4. — Chez le Verrat, les cellules interstitielles présentent les mêmes caractères (fig. 14). Elles constituent, entre les tubes séminifères, de larges travées cellulaires dont les dimensions sont variables. Elles sont situées entre des cloisons conjonctives assez épaisses qui courent parallèlement à la paroi des canalicules séminifères. Elles forment ainsi des assises à une seule et quelquefois à deux rangées de cellules. Il existe très peu de cellules interstitielles entre certains tubes ; elles sont au contraire plus abondantes entre certains autres ; elles peuvent former des amas considérables du niveau des carrejours qui séparent les groupes de canalicules séminifères. A ce niveau, se trouvent généralement les plus gros vaisseaux sanguins. L'inspection d'une préparation de testicule de Verrat donne l'impression que la substance interstitielle a diminué de volume. Elle a aug-

menté de volume au contraire ; mais elle a diminué par rapport à la masse de la substance séminale. La masse de la substance interstitielle, primitivement beaucoup plus volumineuse que la substance séminale, devient alors beaucoup moins importante que cette dernière ; elle paraît en être une dépendance. Quant à leur structure, les cellules interstitielles du Verrat sont semblables à celles des animaux jeunes ; c'est pourquoi nous les comprendrons dans une même étude cytologique.

II. — Étude cytologique. — Nous étudierons successivement l'évolution de la cellule interstitielle et ses produits de sécrétion.

1. — Quand on examine à un très fort grossissement les testicules de Cochon de lait les moins développés, on constate que les cellules interstitielles sont plongées dans un substratum conjonctif très riche en capillaires gorgés d'hématies. Certaines cellules conjonctives paraissent avoir conservé leurs caractères embryonnaires. Elles figurent des éléments allongés, munis d'un noyau mince, très chromatique, et d'un corps cytoplasmique qui s'effile à ses extrémités. Celles-ci peuvent se diviser en un certain nombre de digitations très déliées qui s'anastomosent avec des expansions semblables issues des cellules voisines. Ces cellules présentent quelquefois des divisions mitotiques ; mais on a rarement l'occasion de faire cette constatation. Elles nous ont paru susceptibles de se transformer en cellules interstitielles, et ces transformations s'effectuent principalement dans les testicules très jeunes au niveau de la région centrale des lobules, entre les tubes séminifères ; elles s'observent aussi dans les éléments qui avoisinent les travées périlobaires et intralobaires. Parmi ces cellules conjonctives jeunes on distingue souvent des globules blancs à noyau polymorphe ; ils sont assez abondants autour des vaisseaux sanguins. Nous nous sommes posé à leur endroit la même question que Sénat à propos de l'origine des cellules interstitielles chez le Rat ; cet auteur semble admettre la possibilité de leur transformation en cellules interstitielles. Nous n'avons rien observé qui puisse justifier cette manière de voir.

Il est logique, au contraire, d'admettre la transformation des cellules conjonctives jeunes en cellules interstitielles. Les éléments homologues de l'ovaire se constituent de cette manière : ils se différencient aux dépens des cellules conjonctives de la thèque folliculaire pour constituer les corps jaunes atrétiques dont l'ensemble forme le tissu interstitiel ovarique de l'adulte (P. Bouin 1899, Limon 1901).

Les choses nous ont paru se passer de la manière suivante. Les cellules conjonctives jeunes perdent leurs expansions tout d'abord ; elles figurent des éléments allongés, pauvres en cytoplasme avec un noyau ovalaire très chromatique. Puis le corps cellulaire augmente de volume et prend une forme cubique ; le noyau s'arrondit tout en restant très chromatique. La cellule augmente ainsi progressivement de dimensions ; au fur et à mesure de cet accroissement, des transformations remarquables s'accomplissent dans le noyau et dans le cytoplasma.

Nous avons vu que le noyau est tout d'abord petit, arrondi et très chromatique. Il est rempli par un suc nucléaire colorable d'une manière diffuse par les teintures basiques, surtout par l'hématoxyline. Il renferme également d'assez grosses mottes chromatiques, irrégulières, très serrées les unes contre les autres. Ce noyau augmente rapidement de volume ; pendant cet accroissement, il se plisse souvent et envoie dans le cytoplasme de courtes expansions. Nous ne pensons pas que ces plis soient dus à un défaut de fixation, car les noyaux des cellules voisines, qui se trouvent à d'autres stades de leur évolution, sont parfaitement arrondis. En même temps le contenu des noyaux plissés devient moins colorable et la plupart de leurs mottes chromatiques se pulvérisent en fines granulations. Cet aspect lobé des noyaux a été observé, avec beaucoup plus de netteté d'ailleurs, dans beaucoup d'autres éléments : dans les cellules glandulaires à certaines périodes de leur activité (Ch. Garnier, Loewenberg, etc.), dans certaines cellules intestinales pendant la phase d'absorption (Conklin, A. Prenant), dans les ovocytes pendant la

phase d'accroissement (par exemple Korschelt, van Bambecke, etc.). Remarquons que cet aspect se rencontre surtout dans les cellules glandulaires ou dans les cellules qui jouent un rôle analogue pendant une certaine période de leur évolution.

Le noyau de la cellule interstitielle s'accroît ensuite de plus en plus. Il devient progressivement volumineux et parfaitement arrondi ; son nucléoplasma ne se teint plus par les matières tinctoriales basiques. Ce nucléoplasma est alors parcouru par un réticulum lininien très net, délicat, à mailles anastomosées. De fines granulations chromatiques sont disséminées à sa surface. Ces filaments lininiens convergent vers de volumineuses granulations chromatiques qui offrent tous les caractères des nucléoles. Ceux-ci sont en nombre variable. Dans beaucoup de cellules il en existe plusieurs, quelquefois trois ou quatre. Ces nucléoles offrent une structure caractéristique. Ils sont constitués de deux parties : une partie très chromatique, qui se colore par les teintures basiques, telles que l'hématoxyline (hémalun ou laque ferrique), la safranine, le violet de gentiane ; une partie moins chromatique, si l'on s'en tient aux colorants susmentionnés. Cette autre partie du nucléole est très colorable au contraire par d'autres teintures, comme la laque cuivrique d'hématoxyline par exemple.

On peut désigner le premier nucléole sous le nom de *nucléole principal* ; le second sous le nom de *nucléole accessoire*, ou encore de *corps juxta-nucléolaire*. On les désigne de cette manière dans les objets favorables où une semblable constitution a été découverte et bien étudiée. Dans les cellules interstitielles, le nucléole principal est moins volumineux que le nucléole accessoire qui est appliqué contre lui à la manière d'une sphère juxta-nucléolaire. Mais il est souvent double, triple et quelquefois quadruple. Remarquons encore que cette structure nucléolaire a été observée dans un grand nombre d'éléments : dans les éléments glandulaires (Loenberg, Ch. Garnier); dans les ovocytes en voie d'accroissement (Hertwig, Henneguy, Obst, P. Ancel, etc.); dans les noyaux des cellules nourricières du tes-

ticule (Hermann, P. Bouin, Regaud, etc.) D'après Loenberg, cette double con titution du nucléole est caractéristique des cellules à métabolisme très actif, comme les cellules glandulaires ou les ovocytes en voie d'accroissement.

La structure du nucléole et la forme plissée des noyaux des cellules interstitielles pendant une certaine période de leur évolution nous fournissent donc une présomption en faveur d'une grande activité métabolique chez ces éléments. Ajoutons enfin qu'on voit plusieurs petits nucléoles doubles seulement dans les cellules interstitielles qui n'ont pas atteint leur complet développement. Au contraire, quand elles sont parvenues à ce stade de leur évolution, quand leur noyau est devenu très volumineux et clair, on n'observe plus qu'un seul nucléole double. Celui-ci est alors de dimensions relativement considérables dues à ce que les petits nucléoles se sont fusionnés les uns avec les autres. Il est vraisemblable que les nucléoles accessoires s'amalgament les premiers en une masse arrondie et homogène. Les nucléoles chromatiques se fusionnent ensuite, comme l'indique la multiplicité de leur nombre dans certains cas, puisqu'on peut souvent en compter trois et quelquefois quatre autour du nucléole accessoire. Une semblable genèse de l'appareil nucléolaire a d'ailleurs été observée dans d'autres objets. C'est ainsi, par exemple, que se constitue l'appareil nucléolaire compliqué du noyau de Sertoli dans le testicule du Cobaye ; il s'édifie aux dépens de la coalescence des minuscules nucléoles doubles renfermés dans les petits noyaux germinatifs. (P. Bouin 1898).

Une fois parvenus à ce stade de leur évolution, les noyaux des cellules interstitielles présentent quelquefois des divisions amitotiques. Celles-ci se réalisent soit à la suite de la production d'une fissure étroite et linéaire qui les clive en deux moitiés, soit à la suite d'un étranglement équatorial qui s'accentue de plus en plus et sectionne le noyau-mère en deux noyaux-filles. C'est de cette manière que prennent naissance les cellules interstitielles à deux noyaux. Ce mode d'amitose par étranglement paraît être le plus

fréquent dans les éléments interstitiels du Cochon. Le mode par clivage se rencontre aussi, mais avec moins de fréquence que chez certaines espèces. L'un de nous avait déjà rencontré de telles amitoses nucléaires dans les cellules interstitielles du Cobaye après la sténose expérimentale des voies excrétrices du testicule ; Sénat a montré les deux modes dans les cellules interstitielles du Rat. Ce mode de division paraît être le seul qu'on puisse observer dans les cellules interstitielles. Il n'a aucune signification régénératrice et paraît servir uniquement à pourvoir les cellules de deux noyaux. De semblables amitoses, ayant sans doute une signification physiologique analogue, ont été constatées dans beaucoup d'objets. Bornons-nous à rappeler uniquement ici les amitoses vues par Ch. Garnier (1900) dans les cellules glandulaires séreuses, par A. Henry (1900) dans les cellules sécrétantes de l'épididyme. On observe le même fait dans les cellules hépatiques. Elles auraient pour résultat, d'après les auteurs précités, d'augmenter les points de contact de la substance nucléaire avec le cytoplasma et de favoriser les échanges entre le caryoplasme et le cytoplasme, qui seraient particulièrement actifs dans les éléments glandulaires.

Nous disions précédemment que l'amitose nucléaire paraît être le seul processus de division qu'on observe sur les cellules interstitielles. Ce fait reste vrai dans l'ensemble, bien qu'on puisse observer quelques exceptions. Nous avons en effet rencontré un certain nombre de mitoses dans les cellules interstitielles du Cochon ; mais elles sont très rares, et nous n'avons pu en suivre tous les stades. Elles sont susceptibles de se réaliser à n'importe quelle période de l'évolution des cellules interstitielles. Nous n'avons pas vu de division du corps cellulaire, et ne savons si ce processus conduit à la formation de deux cellules-filles ou simplement à la genèse de deux noyaux. Mais, quoi qu'il en soit, leur rareté fait de ces divisions un phénomène exceptionnel ; il est impossible de voir dans ces mitoses la cause de l'augmentation du nombre des cellules dans l'appareil interstitiel. C'est ailleurs qu'il faut chercher l'explication de ce phénomène ;

les éléments souches des nouvelles cellules interstitielles sont représentés par les cellules conjonctives jeunes, qui existent en grand nombre dans les espaces intertubulaires et qui se trouvent souvent réunies par masses assez importantes autour des vaisseaux sanguins. On peut donc considérer ces amas comme des sortes de nids de régénération des cellules interstitielles.

De semblables mitoses ont été signalées dans les cellules interstitielles, comme leur rareté d'ailleurs. (Reinke, chez l'Homme, Lenhossèk, chez le Lapin et le Chat.) Regaud et Sénat, au contraire, comme Mathieu, Bardeleben et Hansemann, n'ont pas observé de figures cytodiérétiques. On observe les mêmes processus dans l'ovaire. Sobotta a montré que les cellules à lutéine du corps jaune n'augmentent pas de nombre par division mitotique ; les quelques exceptions à cette règle observées dans le corps jaune du Cobaye n'infirment pas cette observation dans sa signification générale. Il en est de même pendant la formation des corps jaunes atrétiques (P. Bouin, Limon).

Cette grande rareté des phénomènes mitotiques est un fait général dans les cellules glandulaires, et nous rappellerons ici que Prenant a opposé l'un à l'autre ces deux états fonctionnels de la cellule, division et sécrétion. Les cellules qui sécrètent ne mitosent pas ; les cellules qui mitosent ne sécrètent pas. Cette loi souffre évidemment de rares exceptions ; mais elle demeure vraie dans l'ensemble. Remarquons donc en passant que les cellules interstitielles se comportent à cet égard comme les cellules glandulaires.

Le cytoplasme des cellules interstitielles nous offre des caractères différents, suivant le stade de leur évolution et suivant la méthode technique utilisée pour son étude. L'examen d'un grand nombre de cellules interstitielles nous montre que ces éléments présentent une série d'aspects au cours leur évolution. On peut distinguer deux phases successives dans cette évolution : 1°) une phase d'accroissement et d'activité élaboratrice : 2°) une phase d'emmagasinement du matériel élaboré.

Pendant la première phase, la cellule se présente sous la forme d'un

petit élément muni d'un cytoplasme peu abondant, compact et homogène. Ce cytoplasme augmente peu à peu de volume, et la cellule prend une forme cubique. Cette augmentation continue pendant un certain temps, et le noyau se trouve rejeté à la périphérie de la cellule. Deux zones distinctes se différencient alors dans le cytoplasme. Une première zone interne, étroitement appliquée contre le noyau, se dessine au centre de l'élément et garde une forme sphérique ou ovalaire. Elle est constituée par un cytoplasme très finement granuleux, très condensé au centre de la sphère, moins condensé sur les bords qui s'estompent peu à peu et se perdent dans la zone périphérique. Si l'on emploie, pour l'étude de ces cellules, la coloration par la laque ferrique d'hématoxyline, on met en évidence, au centre de cette masse, deux granules très petits et nettement colorés en noir. Il est nécessaire de pousser assez loin la différenciation par la solution d'alun de fer pour faire disparaître les grains de sécrétion très fins qui constellent cette sphère cytoplasmique. Les doubles granules conservent encore la coloration, alors que les autres sont complètement décolorés. Ces doubles granules sont les représentants des doubles granules observés par Flemming dans un grand nombre de cellules tissulaires. Ils ont été retrouvés dans les cellules interstitielles de l'Homme et du Chat par Lenhossèk (1897) et dans celles du Rat par Sénat (1900). Lenhossèk décrit autour d'eux une sorte d'hyalosphère; mais il insiste sur leur inconstance, ce qui ne permet pas de les considérer comme des centrosomes.

Si l'on s'en tient à cette considération morphologique que les doubles granules sont contenus dans une masse sphérique et homogène, nous obtenons un aspect qui a été observé dans un grand nombre d'éléments et en particulier dans les cellules séminales. Communément, on désigne la masse sphérique sous le nom de *sphère*, et les granules sous le nom de *corpuscules centraux* ou *de centrosomes*. Meves a remplacé le terme de sphère par celui d'*idiozome* dans les cellules sexuelles, dans les spermatocytes, par exemple, où cette image est le plus nette; il a l'avantage de ne pas

préjuger de sa fonction, car l'idiozome ne joue aucun rôle dans la mitose et disparaît dès les premiers stades de la prophase. Ce n'est pas une sphère attractive, constituée d'*archoplasma,* plasma cinétique spécial qui préside à la constitution de la figure mitotique achromatique. La masse sphérique centrale des cellules interstitielles présente les mêmes caractères que l'idiozome des cellules séminales.

Quant aux doubles granules renfermés dans cette sphère, ils représentent non des corpuscules centraux, mais des *centrioles*. On sait que le corpuscule central découvert par Van Beneden (1880) dans les blastomères de l'*Ascaris* est constitué par une masse arrondie et assez volumineuse qui renferme en son centre un ou deux granules extrêmement petits. Cette constitution du corpuscule central a été retrouvée dans un grand nombre d'objets, surtout dans les cellules à cytoplasme abondant et à segmentation rapide. Il s'agit de savoir si les doubles granules très petits des cellules tissulaires représentent ou deux corpuscules centraux ou seulement les deux centrioles d'un seul corpuscule central. Boveri (1901) admet que ce sont deux corpuscules centraux dans la substance desquels il est impossible de mettre en évidence les centrioles, à cause de l'exiguïté de leur taille et à cause de l'imperfection de nos procédés techniques actuels. Mais Meves (1902) vient de montrer, et l'un de nous a confirmé ses observations (P. Bouin 1903), que seuls les centrioles représentent l'élément constant du centrosome; l'enveloppe plus ou moins nette et volumineuse qui l'entoure disparaît après chaque mitose, quand celles-ci sont séparées par un intervalle de repos assez prolongé. L'enveloppe centrosomienne est donc contingente, transitoire; comme la sphère attractive, elle représente une formation endocinétique qui existe seulement pendant le travail de la cytodiérèse. C'est pourquoi nous admettons que les doubles granules des cellules interstitielles représentent non des corpuscules centraux, mais des centrioles.

Quant à la signification de la sphère cytoplasmique sus-mention-

née, nous pensons qu'elle est le siège des phénomènes sécrétoires intenses qui se passent dans les éléments interstitiels.

C'est en effet à la phériphérie de cette sphère qu'apparaissent les premières fines granulations sécrétoires. C'est dans cette sphère que se réalise le métabolisme qui transforme les substances absorbées par la cellule interstitielle en produits variés et spéciaux. Aussi la considérons-nous comme constituée par un véritable *ergastoplasma*, qui élabore les produits de l'activité cellulaire. L'ergastoplasma, il est vrai, se présente sous la forme de filaments dans les cellules où il a été découvert (Ch. Garnier, M. et P. Bouin **1898**); suivant l'expression de A. Prenant (**1902**), il offre dans ces cellules l'aspect différencié de cytosomes.

Mais les microsomes cytoplasmiques peuvent ne pas se disposer en files ; ils peuvent s'assembler en amas compacts ; cet aspect ou granuleux ou filamenteux de l'ergatoplasma est dû à un arrangement différent des particules élémentaires de la cellule, mais ils sont fonctionnellement identiques. D'après nous, les filaments ergastoplasmiques de certains ovocytes pendant leur période d'accroissement (*Asterina gibbosa* par exemple, *Vesperugo noctula*, van der Stricht) sont homologues des masses intravitellines le plus souvent granuleuses et compactes qu'on désigne sous le nom de noyaux vitellins. Les unes et les autres paraissent avoir une signification morphologique et fonctionnelle homologue. La sphère ou idiozome des spermatocytes représente sans doute une formation identique. On voit donc que l'on retrouve des cytosomes différenciés ou des masses sphériques compactes dans toutes les cellules où se passent des processus métaboliques intenses, en particulier et surtout dans les cellules glandulaires ; c'est pourquoi nous attribuons à la masse sphérique des cellules interstitielles une telle signification.

2. — Pendant la seconde période de l'évolution des cellules interstitielles, le produit fabriqué par ces cellules s'accumule dans sa partie périphérique. Après coloration par un procédé technique banal, comme l'hémalun et l'éosine par exemple, on constate seulement que

la région phériphérique de ces éléments atteint des proportions considérables, tandis que la sphère conserve ses dimensions primitives. Cette région périphérique s'agrandit et s'éclaircit tout à la fois. On y distingue de vastes espaces clairs, irréguliers, anfractueux et séparés par des travées cytoplasmiques qui réunissent la sphère à la face interne de la membrane cellulaire, et qui s'anastomosent les unes avec les autres. Des granulations plus ou moins volumineuses et légèrement colorées par l'éosine remplissent les espaces péricellulaires.

Pour prendre connaissance des produits de sécrétion emmagasinés dans cette région de la cellule, il faut avoir recours à des procédés techniques particuliers. Après fixation des objets par un liquide osmiqué, on constate tout d'abord la présence de granulations très fines, colorées en noir et disposées à la périphérie de la sphère, en dedans de la région claire périphérique. Ces granulations sont peu abondantes, et elles manquent très fréquemment ; elles sont de nature graisseuse (fig. 4). Si maintenant nous colorons ces cellules par la laque ferrique d'hématoxyline ou par la fuschine acide après fixation par le bichromate de potasse, puis différenciation des coupes surcolorées dans une solution de carbonate de lithine, nous mettons en évidence d'autres granulations qui occupent la même région que les sphérules de graisse. Quand la cellule interstitielle est relativement peu avancée dans son processus sécrétoire, et la région claire pas encore différenciée, ces granulations sont situées à la périphérie des cellules où elles se trouvent en très grand nombre. Elles sont aussi de taille variable, les unes étant excessivement petites, les autres représentant des sphérules assez volumineuses. Remarquons que ces grains offrent soit une réaction basophile, soit une réaction acidophile vis-à-vis des matières colorantes. Nous nous sommes demandé si dans les deux cas on avait affaire aux mêmes formations. C'est l'opinion à laquelle nous nous sommes arrêtés, en constatant qu'elles offrent toujours la même disposition et le même aspect (fig. 6).

Si l'on colore les coupes de testicule jeune, après fixation dans le

bichromate acétique, par la laque cuivrique d'hématoxyline suivant les indications données par Regaud, on observe également dans ces cellules un grand nombre d'enclaves. Celles-ci sont mieux colorées que par les méthodes techniques précédentes; les plus volumineuses d'entre elles, qui échappaient aux réactifs sus-indiqués, sont mises en évidence avec une grande précision. Les plus petites de ces granulations sont colorées en bleu très foncé ou en noir. Les plus grosses présentent un contenu relativement clair, délimité à sa périphérie par une sorte de cuticule très foncée. Elles ressemblent à des vésicules arrondies ou chagrinées. Elles méritent le nom de *vésicules* de sécrétion et les premières celui de *grains* de sécrétion; ce sont les termes que Regaud emploie pour les distinguer les unes des autres (fig. 5-7).

L'aspect offert par les produits de sécrétion décelables par la méthode de Weigert-Regaud nous a paru varier dans de notables proportions et suivant des conditions difficiles à établir. Dans certains cas, les cellules interstitielles renferment seulement des grains et des vésicules parfaitement arrondis. Dans d'autres cellules, les vésicules paraissent confluer les unes avec les autres pour former des sortes de flaques irrégulières dont la région centrale reste claire, tandis que la périphérie se colore énergiquement et figure une sorte de membrane à contours anfractueux et bosselés (fig. 4). Dans d'autres cellules enfin, ces flaques présentent un développement énorme, se fusionnent à leur tour pour constituer des traînées liquides, localisées à la périphérie de la cellule, où elles constituent des sortes de boudins qui entourent la sphère suivant la forme d'un anneau ou d'un fer à cheval; leurs bords sont bosselés, très irréguliers, découpés de fentes plus ou moins profondes (fig. 7). Nous nous demandons si ces derniers aspects ne sont pas dus à des artifices de préparation. Dans certaines de nos coupes, les cellules de la région périphérique renfermaient seulement des grains et des vésicules de sécrétion; les régions plus internes contenaient des vésicules plus volumineuses; les cellules de la région centrale.

enfin, ne contenaient que d'énormes flaques de sécrétion.

Cet aspect nous a surtout frappé dans certaines préparations de testicules cryptorchides où les cellules interstitielles, cependant, présentent les mêmes caractères cytologiques que chez les animaux jeunes. Peut-être les derniers aspects sont-ils dus à la confluence des vésicules de sécrétion, qui toutes, sont normalement de forme sphérique; peut-être sont-elles très délicates, éminemment altérables; peut-être leur contenu s'échappe-t-il et remplit-il la région périphérique de la cellule quand celle-ci n'est pas saisie par les réactifs et coagulée immédiatement? C'est ce que semble indiquer l'aspect variable de ce produit quand on l'examine dans la région périphérique de la pièce, dans les régions centrales et dans les régions intermédiaires à celles-ci.

Une fois gorgées de leur produit de sécrétion, les cellules l'expulsent au dehors; aussi le retrouve-t-on en très grande abondance dans les espaces laissés libres entre ces cellules (fig. 7) ; il prend également dans ces endroits, des aspects très variables ; nous n'y avons pas vu de grains de sécrétion, mais des vésicules plus ou moins volumineuses et des flaques. De plus, on voit également de semblables formations dans les vaisseaux sanguins et lymphatiques : Est-ce là la manifestation de la sécrétion interne de la glande interstitielle ? On en observe enfin dans les tubes séminifères jeunes, dans le protoplasme indivis où sont semés les noyaux des petites cellules germinatives. Elles ont à ce niveau un aspect moins anfractueux, plus arrondi ou mûriforme. Nous ne les avons jamais vu passer en nature au travers de la membrane propre. La substance de ces vésicules diffuse peut être sous la forme de solution au travers de cette membrane et se reconstitue dans le syncytium germinatif sous l'influence de l'activité propre de ce dernier. Quoi qu'il en soit, les plus volumineuses de ces vésicules ont la même situation et la même taille que les sphérules noircies par l'acide osmique. La graisse est-elle le terme ultime de leurs transformations? C'est l'opinion de Regaud chez le Rat, et nous la partageons volontiers. Nous ajouterons toutefois

qu'une semblable transformation graisseuse ne paraît pas se réaliser dans les cellules interstitielles ou dans les produits éliminés par celles-ci. On ne voit pas de sphérules graisseuses ayant la situation exacte et surtout le volume des plus grosses vésicules de sécrétion ; les grains de graisse des cellules interstitielles sont très petits, et il existe beaucoup de cellules interstitielles, parvenues au terme de leur évolution, où l'acide osmique n'en peut mettre en évidence.

Quand la cellule interstitielle s'est débarrassée de son produit de sécrétion, elle revient sur elle-même et diminue de volume ; elle reconstitue à nouveau un petit élément cubique, à noyau excentrique, à protoplasme homogène, très colorable par les réactifs acides. Elle est dès lors prête à recommencer un nouveau cycle sécrétoire.

Les cellules interstitielles du Verrat offrent les mêmes caractères cytologiques que celles de l'animal jeune. Les canalicules séminifères renferment aussi des vésicules de sécrétion. Elles y sont amoncelées en amas compacts, souvent très volumineux et logés dans les mailles du syncytium Sertolien. Ces amas de vésicules s'observent surtout avec abondance à la base des spermatophores. Elles entourent à ce niveau les têtes des spermatozoïdes en formation et passent dans leurs lobes cytoplasmiques. Elles servent sans doute à la nutrition des spermatozoïdes pendant leurs métamorphoses ; on n'en trouve pas dans les spermatogonies et les spermatocytes. A ce sujet, nous confirmons donc ici les résultats acquis par Regaud (**1901**), à la suite de ses recherches sur les produits de sécrétion de l'épithélium séminal et leur utilisation (fig. 15).

B). Les éléments interstitiels chez quelques autres Mammifères.

Nous avons observé les cellules interstitielles chez un certain nombre de Mammifères autres que le Porc. Ces cellules diffèrent légèrement suivant les espèces, par leur nombre, leur forme et leur structure. Nous indiquerons rapidement leurs principaux caractères chez les animaux que nous avons étudiés.

Lapin adulte (6 mois). — Les cellules interstitielles sont beaucoup

plus petites que chez le Porc et beaucoup moins nombreuses. Elles sont fusiformes ou polyédriques ; leur noyau est sphérique, quelquefois lobé et irrégulier ; le cytoplasme renferme des grains colorables par l'hématoxyline ferrique. Les tubes séminifères se trouvent au contact les uns des autres dans de nombreux endroits ; aussi les cellules interstitielles sont-elles reléguées dans les carrefours inter-

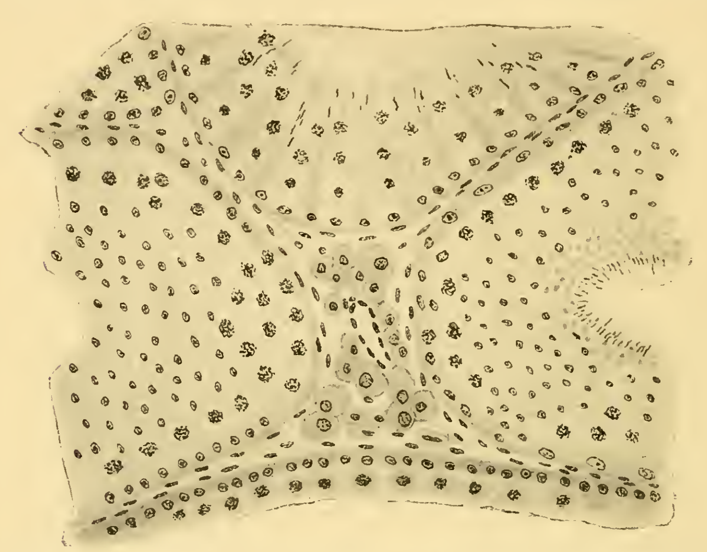


FIGURE I. Testicule de Taureau. Les cellules insterstitielles sont moins abondantes que chez le Veau ; elles sont localisées au niveau des carrefours intercanaliculaires et forment des cordons dont les éléments constitutifs sont souvent orientés autour des vaisseaux sanguins. ×400.

canaliculaires. De nombreux vaisseaux sanguins et lymphatiques se trouvent dans leur voisinage immédiat.

LAPIN JEUNE (6 semaines). — Chez les jeunes Lapins, les tubes séminifères sont beaucoup moins serrés que chez l'adulte. Les cellules interstitielles y paraissent aussi beaucoup plus nombreuses ; elles forment des traînées épaisses et très vascularisées. Leur aspect est semblable à celui qu'elles présentent chez l'adulte. Le noyau est sphérique, clair et renferme un seul petit nucléole. Dans le cytoplasme on trouve des grains colorables par le vert lumière ; quelques-uns noircissent sous l'inflence de l'acide osmique.

On rencontre, en outre, chez ces jeunes Lapins, des cellules interstitielles dans l'albuginée. Elles sont disséminées sans ordre apparent et ne paraissent pas présenter de relations spéciales avec les vaisseaux. Elles renferment de la graisse.

Cobaye. — Comme chez le Lapin, les cellules interstitielles sont reléguées chez l'adulte dans les carrefours intertubulaires. Elles présentent la même forme et le même aspect. Nous ne trouvons pas non plus chez le Cobaye une orientation nette des cellules interstitielles autour des vaisseaux, qui se trouvent cependant toujours dans le voisinage immédiat des éléments interstitiels (fig. 16).

Chez un Cobaye âgé de cinq jours, les cellules interstitielles paraissent beaucoup plus nombreuses que chez l'adulte ; elles forment des traînées assez épaisses comparables à celles que nous avons signalées chez le jeune Lapin.

Chez un Cobaye de trente jours, les tubes séminifères sont plus rapprochés les uns des autres et, entre eux, on ne trouve plus que du tissu conjonctif et des vaisseaux ; les cellules interstitielles se rencontrent seulement au niveau des carrefours intertubulaires.

Taureau. — Les cellules interstitielles ont une forme polyédrique. Leur taille, leurs dispositions dans les carrefours intertubulaires, leur aspect général rappellent ce que l'on observe chez le Lapin. Relativement aux tubes séminifères, leur nombre n'est pas supérieur à celui des cellules interstitielles de ce dernier animal. Il n'en est naturellement pas de même si l'on se place au point de vue absolu (fig. 1.)

Veau. — Chez le Veau, comme chez le jeune Lapin ou le jeune Cobaye, les cellules interstitielles sont très nombreuses entre les tubes séminifères qui sont très écartés les uns des autres. Ces cellules forment des travées cloisonnées par du tissu conjontif. Elles ne présentent pas une orientation nette autour des vaisseaux ou autour des tubes. On trouve cependant des travées appliquées contre les tubes et les entourant plus ou moins complètement. Les cellules interstitielles du Veau sont polyédriques ou allongées. Les noyaux sont sphériques; quelques-uns sont irréguliers et lobés (fig. 11.)

Chevreuil. — Comme chez la plupart des animaux précédents, les éléments interstitiels sont situés de préférence dans les carrefours intercanaliculaires. Disséminés sans ordre apparent dans le tissu conjonctif qui remplit ces espaces, ils apparaissent comme des cellules ovoïdes, presque sphériques, dans lesquelles le noyau arrondi est placé excentriquement. On retrouve dans ces cellules les deux

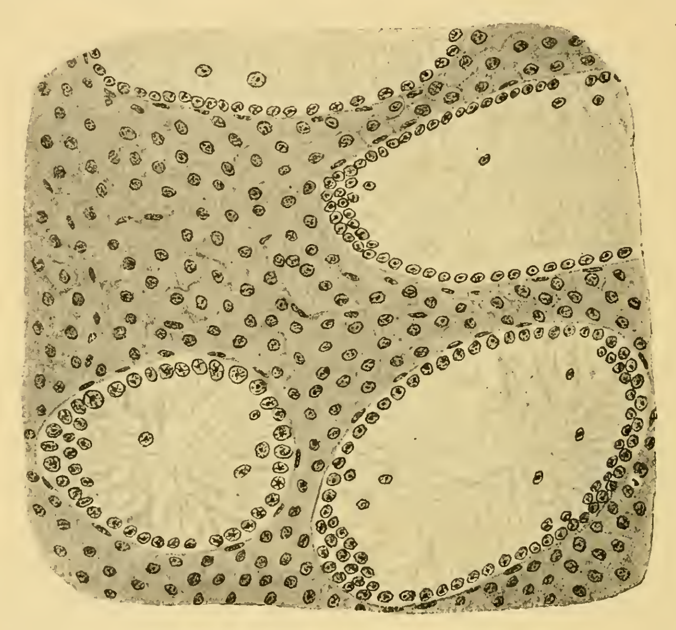


Figure II. Testicule de jeune Veau. Entre les tubes séminifères on trouve de nombreuses cellules interstitielles formant des travées épaisses séparées par de minces cloisons conjonctives. La figure représente un endroit où ces cellules sont particulièrement abondantes. Fixation : formol picro-acétique. Coloration : Hémalun, méthyléosine. ×400.

régions cytoplasmiques (exoplasme et endoplasme) que nous avons signalées chez le Verrat. Ces éléments interstitiels se rencontrent aussi, et c'est là surtout qu'ils sont richement représentés, au sein du tissu conjonctif qui sépare les lobules. Ils sont, en certains endroits, très serrés les uns contre les autres et forment des traînées irrégulières, plus ou moins épaisses; dans d'autres endroits ils sont disséminés ou réunis par petits groupes. Autour des vaisseaux et

particulièrement des plus grosses artères, on en trouve souvent un grand nombre présentant un aspect un peu particulier; ils sont petits, sphériques, le noyau est situé au centre de l'élément et la différenciation du cytoplasme en deux zones concentriques n'existe pas; ces cellules sont des éléments interstitiels jeunes.

Lièvre. — C'est encore dans les carrefours glandulaires qu'on rencontre les éléments interstitiels. Ils y forment des amas, quelquefois très volumineux, de petites cellules à noyaux arrondis. Comparativement à celui du Rat, du Cobaye, du Lapin, l'appareil interstitiel du Lièvre est bien développé et ses éléments constitutifs offrent la même disposition et la même structure.

Chat. — Les cellules interstitielles sont toujours localisées dans les carrefours intertubulaires. Il est assez rare que deux groupes cellulaires soient reliés par des travées intermédiaires. Ces cellules sont polyédriques et très volumineuses. Après fixation par un liquide osmiqué, le cytoplasme de ces éléments est rempli de granulations noires. Elles offrent donc la réaction habituelle des substances graisseuses.

L'accumulation de la graisse dans les cellules interstitielles du Chat a déjà été signalée par Tourneux (1879), Plato (1896), Beissner (1898) Friedmann (1898). Suivant Plato, la graisse contenue dans les cellules interstitielles passerait directement dans les tubes testiculaires, et ce passage serait rendu possible par l'existence de pores creusés dans la membrane propre des canalicules. Une fois ce passage effectué, les granulations graisseuses pénètrent dans le cytoplasme des cellules de Sertoli jusqu'à la base des digitations sur lesquelles viennent s'insérer les spermatides pendant leurs métamorphoses. Mais Plato admet aussi que la graisse peut s'infiltrer dans les tubes séminifères à l'état de dissolution.

Beissner (1898) n'admet pas l'existence de pores creusés dans la paroi des tubes séminifères. Une recherche attentive ne lui a jamais permis de les apercevoir. Le passage des granulations en nature lui paraît d'autant plus impossible que chaque groupe de cellules inters-

titielles est entouré d'une membrane propre dépourvue de noyaux. La graisse sécrétée par les cellules interstitielles pénètre bien dans les cellules de Sertoli, mais à l'état de dissolution.

Nous avons cherché également à saisir sur le fait le passage dans les tubes séminifères de la graisse élaborée par les éléments interstitiels. Nos recherches ont été absolument infructueuses. Nous n'avons pu apercevoir les pores décrits par Plato et, d'autre part, nous n'avons pu établir aucun rapport entre la quantité de graisse intertubulaire et de graisse intratubulaire. Sans nier ce passage de la graisse des éléments interstitiels dans les cellules de Sertoli, il nous faut cependant avouer que nous ne connaissons aucun fait susceptible de nous en faire admettre l'existence. Bien plus, certaines dispositions anatomiques s'opposent en partie à cette manière de voir. On trouve en effet des cellules interstitielles dans l'albuginée qui sont, les unes orientées autour des vaisseaux sanguins et les autres allongées en traînées linéaires dans leur voisinage immédiat. Ces cellules interstitielles de l'albuginée offrent le même aspect que les cellules interstitielles intertubulaires : on y trouve les mêmes enclaves graisseuses, sous forme de grains arrondis, de volume variable, noircissant sous l'influence de l'acide osmique. Etant donnée la grande distance qui sépare ces éléments des tubes séminifères, il est fort probable que leurs produits de sécrétion ne peuvent passer à l'intérieur de ces derniers. Si les cellules interstitielles avaient pour rôle unique la nutrition des éléments séminaux, elles se localiseraient toujours dans le voisinage immédiat des tubes séminifères, en vertu de la loi de corrélation qui adapte toujours étroitement les organes ou les cellules à leur fonction spéciale. Nous avons vu que ce n'est pas le cas pour les cellules interstitielles du Chat (fig. 18).

Nous avons rencontré dans les testicules de Chat que nous avons examinés et dans certains points seulement, de longs filaments colorables comme la chromatine. Mathieu (1898) les a déjà signalés sous le nom de « filaments cristalloïdiens ». Nous nous faisons une idée trop différente de celle de cet auteur sur le mode de formation et le

rôle de ces formations pour que nous ne nous expliquions pas à ce sujet.

Mathieu a fait cette observation chez un Chat bistourné :

« On trouve encore des spermatozoïdes dans les tubes, dit l'auteur, et les figures de division ne sont pas très rares.... Les cellules interstitielles se présentent avec les mêmes caractères et semblent n'avoir pas souffert de l'opération du bistournage. Dans quelques-unes d'entre elles, nous trouvons des filaments identiques à ceux que nous avons décrits. Chez un Cheval de 20 ans, ils sont en nombre moins considérable ; mais, en revanche, leur formation aux dépens des cellules interstitielles y est plus évidente. Ces filaments présentent les mêmes réactions de coloration que les cristalloïdes ; on les voit naître aux dépens de granulations colorées disposées sans ordre dans le protoplasma. En s'accolant les unes aux autres, ces granulations forment des masses irrégulières, le plus souvent très allongées, et qui paraissent homogènes. En même temps, le protoplasma perd sa structure caractéristique et ne tarde pas à disparaître. Ces masses colorées se trouvent de préférence à la périphérie des tubes qui semblent en voie de disparition. On en trouve de temps en temps de larges amas en des points où la disparition d'un tube ne fait aucun doute. L'accumulation de ces filaments s'explique par la disparition des éléments auxquels ils devaient fournir des matériaux nutritifs, si l'on considère toutefois, comme nous l'avons fait jusqu'ici, les cristalloïdes comme des réserves. La déchéance des cellules interstitielles dont le rôle est terminé, explique de même leur disparition progressive ; ces trois ordres de faits que nous signalons, à savoir : disparition des tubes, production des filaments cristalloïdiens, atrophie consécutive des cellules interstitielles, ne sont donc pas contradictoires ; ils traduisent au contraire logiquement l'enchaînement des faits. »

Nos observations nous mettent d'accord avec Mathieu sur un point; les filaments cristalloïdiens ne se rencontrent qu'au voisinage de tubes testiculaires en voie de disparition, mais elles ne nous auto-

risent pas à admettre les conclusions de cet auteur. Ces filaments se forment de la façon suivante. Dans beaucoup de cellules des tubes testiculaires en voie de disparition, et en particulier dans les spermatocytes, les noyaux dégénèrent et leur chromatine se résout en de nombreux fragments très colorables par les couleurs basiques (*caryorrhexis*); le cytoplasme disparaît peu à peu, les blocs chromatiques se fusionnent les uns avec les autres et donnent naissance à des filaments souvent très longs qui deviennent ainsi extra-cellulaires ; puis ces filaments disparaissent à leur tour. On peut observer ces transformations successives des cellules séminales dans des tubes dont la membrane d'enveloppe n'a pas encore disparu ; on est ainsi certain de ne pas avoir affaire à des cellules interstitielles. Les « filaments cristalloïdiens » de Mathieu nous apparaissent donc comme des détritus nucléaires provenant de cellules séminales dégénérées. D'autre part, nous n'avons jamais vu dégénérer les cellules interstitielles situées au voisinage d'un tube en voie de disparition ; aussi n'admettons-nous pas la preuve indirecte de l'utilité de ces cellules pour la nutrition des cellules séminales que Mathieu tire de cette dégénérescence. Si la formation des filaments cristalloïdiens accompagnait la dégénérescence des cellules interstitielles, nous devrions la rencontrer aussi dans des endroits où les tubes ne dégénèrent pas ; or, on ne peut trouver ces filaments cristalloïdiens qu'au voisinage des tubes en voie de disparition. On s'explique facilement l'abondance de ces filaments dans les deux observations de Mathieu, si l'on se rappelle que la première a été faite chez un animal vieux (Cheval, 20 ans), et la seconde chez un animal ayant subi une tentative de bistournage, certainement incomplète, étant donné l'état dans lequel se trouvait le testicule au moment de l'observation.

Cheval. — Les cellules interstitielles sont très nombreuses dans cet objet, beaucoup moins que chez le Porc cependant. On les trouve disposées en traînées entre les tubes séminifères et formant dans les carrefours intercanaliculaires des amas importants (fig. 19).

Un premier fait qui frappe l'observateur, quand il examine une

coupe traitée par la méthode de Van Gieson, c'est la teinte jaune que prennent certaines cellules interstitielles. Un examen plus attentif permet de reconnaître sur les coupes deux espèces d'éléments interstitiels : les uns, très volumineux, se rapprochent par leur aspect général et leur struture de ceux que nous avons déjà décrits chez le Chat et le Porc ; les autres sont représentés par les cellules picrinophiles. Les premiers sont de tailles assez différentes les unes des autres; on en trouve de petits avec un noyau arrondi et central, d'autres plus volumineux avec leur noyau rejeté à la périphérie, les plus grands ont des dimensions qui égalent et dépassent même celles des cellules interstitielles du Chat; leur noyau est excentrique et leur cytoplasme divisé en deux zones : une zone centrale condensée qui renferme en son centre un diplosome ; une zone périphérique décomposée par des travées cytoplasmiques en logettes plus ou moins grandes dans lesquelles s'accumulent les produits de sécrétion. Le noyau de tous ces éléments renferme un fin réticulum chromatique et un nucléole.

Les cellules interstitielles de la seconde variété n'atteignent pas d'aussi grandes dimensions ; elles sont aussi de tailles assez différentes entre elles. Les plus petites renferment un noyau périphérique et un cytoplasme constitué par de nombreuses et fines granulations. Dans les plus grandes, le noyau est toujours rejeté à la périphérie ; les fines granulations ont fait place à des sphères de volume variable et dont certaines atteignent des dimensions considérables. Les noyaux de cette seconde variété de cellules interstitielles sont petits et très colorés, contrairement à ceux de la première variété ; ils renferment constamment plusieurs nucléoles et un grand nombre de petits grains chromatiques.

Nous n'avons retrouvé chez aucun autre animal ces deux variétés de cellules interstitielles et nous n'en connaissons aucun chez lequel un semblable fait ait été signalé (fig. 19).

Homme. — Les cellules interstitielles de l'Homme ont été étudiées par un certain nombre d'auteurs. Nous désirons seulement ici attirer

l'attention sur l'orientation des cellules interstitielles autour des vaisseaux. Ces cellules forment des cordons qui courent entre les tubes testiculaires et dans lesquels on rencontre des vaisseaux sanguins en plus ou moins grand nombre. On trouve aussi des cellules intersti-

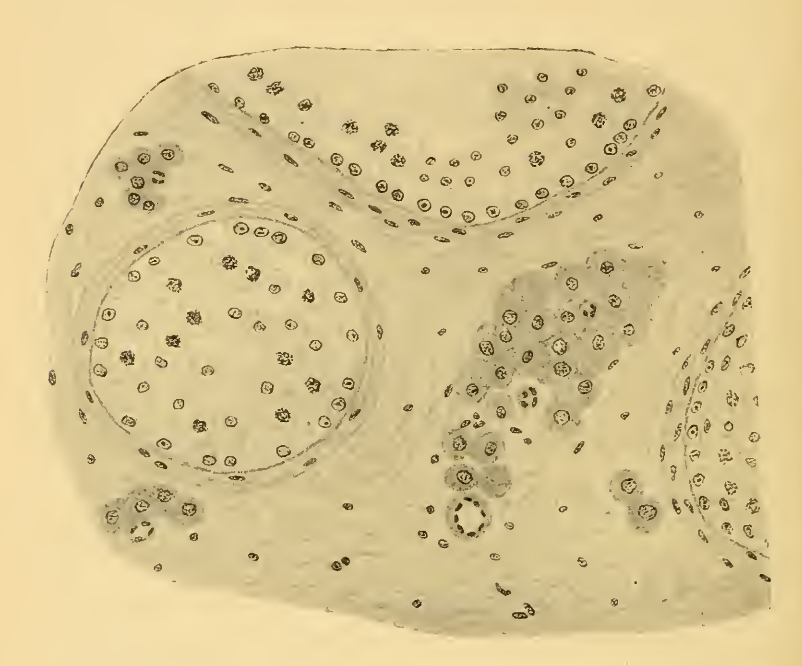


FIGURE III. Testicule de supplicié.
Les tubes séminifères sont séparés par de très larges travées conjonctives dans l'interieur desquelles les cellules interstitielles sont disposées en cordons plus ou moins volumineux.
Liquide de Flemming. Coloration par la safranine et le vert lumière. ×400.

tielles isolées entre les tubes. Ces cordons ne sont pas appliqués contre les canalicules séminifères ; ils en sont séparés le plus souvent par des lames plus ou moins épaisses de tissu conjonctif (fig. III).

Chez le nouveau-né, les cellules interstitielles paraissent beaucoup plus nombreuses que chez l'adulte. Nous retrouvons donc chez l'Homme le fait que nous avons signalé chez le Taureau, le Lapin, etc. Les cellules interstitielles, dans le testicule du nouveau-né, remplissent tous les intervalles compris entre les tubes testicu-

laires ; elles y forment de larges trainées dans l'intérieur desquelles courent des fibres conjonctives et des vaisseaux sanguins.

Ces cellules ne sont pas absolument semblables à celles de l'Homme adulte ; elles sont moins volumineuses, et la division de leur cytoplasme en deux zones n'apparaît pas aussi nettement. Nous n'avons

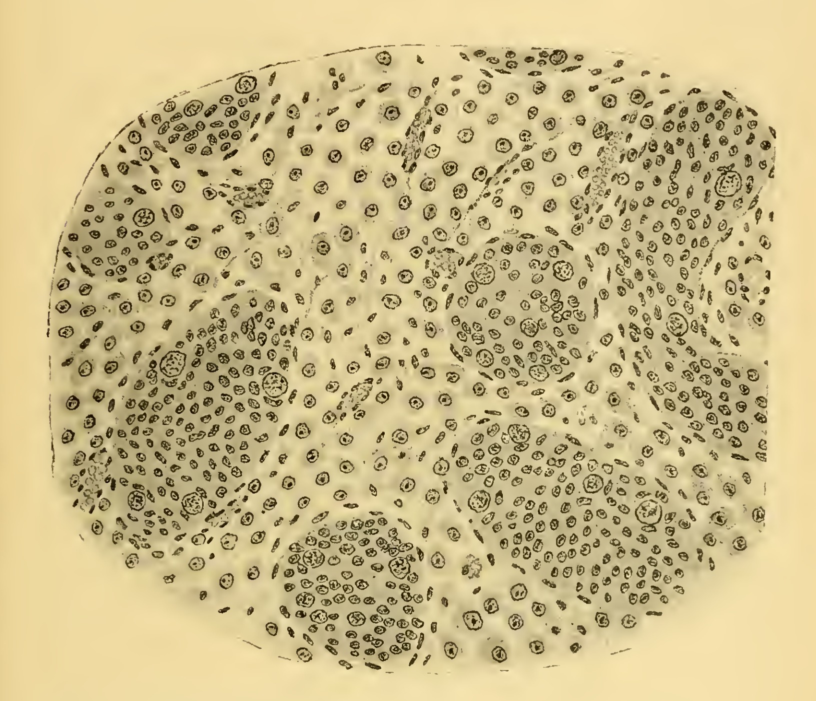


FIGURE IV. Testicule de fœtus humain à terme.

Les cellules interstitielles, très nombreuses, forment des travées plus ou moins épaisses et irrégulières entre les tubes séminifères. Ces cellules sont à des stades différents de leur évolution.

Même fixation et coloration. ×400.

pas trouvé dans ces cellules les cristalloïdes de REINKE qui existent chez l'individu pubère (fig. IV).

Chez l'Homme vieux, la plupart des tubes séminifères ont perdu leur épithélium séminal. Certains même renferment seulement quelques noyaux Sertoliens. Leur membrane propre s'est considérablement épaissie. Dans d'autres tubes, les phénomènes de dégénérescence

sont moins avancés ; on y tro ve encore des spermatogonies et des spermatocytes et quelques spermatides ; les spermatozoïdes ont le plus souvent disparu et les cellules séminales ne montrent aucun signe de mitose.

Les cellules interstitielles n'ont pas subi la même involution que les éléments séminaux ; elles paraissent, au contraire, parfaitement conservées ; cependant, nous n'avons pu constater l'existence des cristalloïdes. Elles sont réunies en cordons volumineux, isolés au sein de vastes territoires conjonctifs ; elles sont, par conséquent, très éloignées des tubes séminifères.

C'est là un fait qui vient s'ajouter à ceux que nous avons observés chez le Chat et qui plaide, lui aussi, en faveur d'une certaine indépendance morphologique et fonctionnelle entre la glande génitale et l'appareil interstitiel. Mais nous rencontrerons dans la suite des faits plus probants à cet égard.

L'étude des quelques types de Mammifères que nous venons de passer en revue nous montre donc que les cellules interstitielles offrent partout des caractères communs, avec des différences spécifiques assez prononcées. Dans tous les cas, elles représentent une partie constante du testicule des Mammifères et sans doute de tous les Vertébrés. Outre les animaux examinés par nous, elles ont été observées également chez le Lionceau, le Blaireau, la Chauve-Souris (Tourneux 1898), le Rat (Tourneux 1898), (Regaud 1898), (Sénat 1900), le Sanglier (Mathieu 1898), Lepus, Ursus, Macropus, Lutra, Mustela, Cynocéphalus (Plato 1896), le Hérisson, la Taupe (Hofmeister 1872), la Marmotte (Hansemann 1885), (Ganfini 1901) ; beaucoup d'Oiseaux, Reptiles et Anoures (Nussbaum 1880), (Friedmann 1898). Dans tous ces objets, elles se différencient surtout par leur plus ou moins grande abondance. Nous avons vu qu'elles présentent un développement considérable chez le Porc ; il en est de même chez le Sanglier (Mathieu), chez le Blaireau (Tourneux) ; elles sont aussi très abondantes chez le Cheval ; elles le sont beaucoup moins chez le Chien, le Taureau, le Bélier ;

elles sont relativement rares, au contraire, chez l'Homme et surtout chez les Rongeurs (Rat, Cobaye). Dans toutes les espèces examinées par nous, l'organe interstitiel offrait ce caractère commun de paraître plus abondamment représenté chez les animaux jeunes dont les tubes séminaux se trouvent encore à l'état embryonnaire, que chez les adultes où les tubes séminaux prennent un développement énorme et refoulent les cellules interstitielles dans les étroits espaces laissés libres entre eux. De plus, les cellules interstitielles de ces testicules jeunes présentent les signes microscopiques d'une grande activité fonctionnelle, alors que les tubes séminifères demeurent et demeureront longtemps encore au repos presque complet. Elles sont à ce moment plongées dans une masse conjonctive jeune, dont les cellules contribuent à l'augmentation de leur nombre par transformation progressive de leur noyau et de leur cytoplasma.

Une fois parvenues à leur complet développement et à leur taille maxima, ces cellules offrent, dans tous les objets, un habitus analogue ; elles ont un air de parenté indéniable. Ce sont des éléments volumineux, surtout chez le Cheval, le Chat, le Porc, avec un noyau excentrique, un endoplasme sphérique et homogène qui renferme deux centrioles, un exoplasme vacuolaire rempli de produit de sécrétion. Celui-ci est constitué par des granulations basophiles et acidophiles, du pigment, des cristalloïdes, une graisse noircie par l'acide osmique, une graisse colorée par la laque cuivrique d'hématoxyline. Tel ou tel de ces produits peut prédominer chez une espèce donnée. La graisse noircie par l'acide osmique prédomine chez le Chat, la graisse colorée par l'hématoxyline cuivrique chez le Porc, les cristalloïdes paraissent caractériser les cellules interstitielles de l'Homme. Toutes ces cellules, comme nous l'avons vu, présentent le plus souvent des rapports morphologiques étroits avec les vaisseaux sanguins et lymphatiques. Certaines d'entre elles peuvent même se trouver loin des canalicules séminifères, dans l'albuginée ou le corps d'Highmore. Elle ne paraissent donc pas adaptées uniquement à la nutrition des éléments constitutifs des tubes séminaux ; elles n'en

sont pas les satellites nécessaires ; leur rôle est certainement plus complexe et c'est précisément la question de leur rôle que nous allons envisager dans la deuxième partie de ce mémoire.

SECONDE PARTIE

QUELLE EST LA SIGNIFICATION PHYSIOLOGIQUE DE L'APPAREIL INTERSTITIEL ?

A. — C'est un appareil constitué par des cellules glandulaires.

Si l'on se rappelle les caractères cytologiques que nous avons signalés dans les cellules interstitielles, on arrive nécessairement à les considérer comme des éléments glandulaires. On trouve en effet dans leur noyau et leur cytoplasme tous les caractères spécifiques de ces derniers éléments. Leurs noyaux montrent en effet les plissements qui augmentent ses points de contact avec le cytoplasme pendant l'activité sécrétoire, les nucléoles doubles caractéristiques des nucléoles glandulaires et ovocytaires, les amitoses dont le résultat est de fournir deux noyaux-filles comme dans beaucoup de cellules glandulaires. De plus, on y constate l'absence presque absolue de mitoses, fait qui s'ajoute aux précédents pour justifier notre comparaison.

Les caractères tirés du cytoplasme sont plus probants encore. On constate en effet dans ces cellules, comme dans tout élément glandulaire, deux périodes successives ; tout d'abord une période préparatoire, pendant laquelle le protoplasme s'accroît et élabore son matériel de sécrétion ; puis une phase de sécrétion proprement dite, pendant laquelle le matériel s'accumule dans ses parties périphériques, en dehors du cytoplasme formateur, qui reste appliqué contre le noyau sous forme d'une sphère au centre de laquelle on aperçoit deux centrioles. Ce matériel sécrété est constitué, comme nous l'avons vu, par des sphérules noircies par l'acide osmique (graisse), par du pigment, des cristalloïdes, des granulations acidophiles et

basophiles, par des grains et des vésicules de sécrétion colorées par la laque cuivrique d'hématoxyline.

Les cellules interstitielles nous offrent donc un ensemble de caractères morphologiques qui nous permet de les ranger sans hésitation parmi les éléments glandulaires. La question est de savoir quelle est leur signification fonctionnelle.

B. — Indépendance relative des glandes interstitielle et génitale.

Les produits de sécrétion des cellules interstitielles ne peuvent passer que dans les tubes séminifères ou dans les vaisseaux. C'est la première opinion qui a rallié tous les auteurs et c'est à peine si quelques-uns ont émis timidement la seconde hypothèse. Rappelons que Hansemann (1895), Plato (1896), Beissner (1898), Friedmann (1898), Mathieu (1898)..... s'accordent tous pour considérer les éléments interstitiels, dans leur ensemble, comme un organe trophique destiné à assurer la nutrition des cellules séminales. Ces éléments sont interposés entre la voie sanguine qui apporte les matériaux nutritifs et les éléments sexuels qui utilisent les matériaux accumulés par les cellules interstitielles au fur et à mesure de leurs besoins.

Ce rôle trophique des cellules interstitielles vis-à-vis des éléments sexuels est admissible ; mais nous ne pensons pas que tout leur matériel de sécrétion passe tout entier dans les tubes testiculaires ; nous croyons, au contraire, qu'une certaine partie de ce matériel, sinon la plus grande, est résorbée par les vaisseaux sanguins et lymphatiques. C'est ce que nous allons chercher à démontrer en mettant tout d'abord en évidence l'indépendance relative de la glande interstitielle et de la glande génitale qui ne sont pas reliées l'une à l'autre par des relations morphologiques et fonctionnelles absolument nécessaires.

Plaçons-nous tout d'abord au point de vue morphologique.

Si nous nous rappelons les faits que nous avons décrits à propos

de l'évolution de l'appareil interstitiel chez le Porc, le Lapin, le Cobaye, le Taureau et l'Homme, nous voyons que, dans ces objets, les cellules interstitielles sont parfaitement développées et sont en plein fonctionnement alors que les tubes seminifères présentent encore leur structure embryonnaire ; ils sont à ce moment séparés les uns des autres par des travées épaisses de cellules interstitielles (particulièrement chez le Porc, fig. 1, 2, 3). Remarquons en outre que les éléments contenus dans les tubes séminifères sont et seront longtemps encore dans un état de repos presque absolu. Leur nombre demeure sensiblement le même, les mitoses y sont très rares et cet état de vie ralentie persistera jusqu'à la période de la préspermatogenèse. Pendant ce temps, les cellules interstitielles évoluent et fabriquent des produits de sécrétion que l'on observe en grande quantité dans les espaces intercellulaires et qui sans doute sont résorbés par les voies vasculaires qui présentent, dès cette période, un développement remarquable. Cette observation vient en confirmation des résultats acquis antérieurement par Minot (1878), Tourneux (1878), Hansemann (1895), Plato (1898), Friedmann (1898), Regaud et Policard (1901), chez différentes espèces animales. Le développement de la glande interstitielle et celui de la glande séminale ne marchent donc pas parallèlement. Le premier est beaucoup plus précoce que le second, et ces deux glandes se montrent indépendantes vis-à-vis l'une de l'autre au point de vue ontogénétique.

L'étude de ces jeunes testicules, comme celle des testicules adultes, nous indique en outre qu'il existe souvent une *indépendance topographique* entre les cellules interstitielles et les tubes séminifères. Remarquons tout d'abord que, chez beaucoup d'animaux (Cobaye, Rat, Chat, Lapin, Taureau, etc.), les cellules interstitielles sont localisées dans certains carrefours intertubulaires, qu'elles n'entourent pas les tubes et ne sont même pas appliquées étroitement contre ces derniers, mais sont orientées au contraire autour des vaisseaux sanguins. Ce dernier fait est très net chez le Chien et l'Homme,

et SÉNAT l'a bien figuré chez le Rat. De plus, on trouve très fréquemment soit des trainées, soit des amas de cellules interstitielles dans des endroits très éloignés des tubes séminifères ; on les observe dans l'albuginée (Chien, Chat, fig. 18), dans les volumineux septa conjonctifs interlobaires (Porc, fig. 3), dans le corps d'Highmore. Si dans le premier cas on peut leur accorder uniquement une fonction trophique vis-à-vis des éléments séminaux, il est difficile de leur attribuer un tel rôle dans le second.

Cette indépendance relative que nous montre l'étude du testicule normal, devient beaucoup plus évidente dans certaines conditions physiologiques, pathologiques et expérimentales.

Les *testicules de vieillards* nous en fournissent une première démonstration. L'activité spermatogénétique est très affaiblie ou même absolument nulle dans ces organes. Certains tubes ont perdu tous les représentants de la lignée sexuelle ; c'est à peine s'il reste à leur intérieur quelques noyaux Sertoliens dont le nombre est aussi très diminué. Cependant les éléments interstitiels de ces testicules sont aussi abondants que chez l'adulte et continuent à fonctionner, puisqu'ils renferment des produits de sécrétion. Les deux appareils séminal et interstitiel se comportent différemment vis-à-vis de l'atrophie sénile.

Il en est de même *dans un assez grand nombre de maladies*. Les maladies chroniques et cachectisantes déterminent toujours un arrêt de la fonction spermatogénétique, et laissent intacts les éléments interstitiels ; ce fait a été signalé par différents auteurs ; bien plus HANSEMANN (1895) et LUBARSCH (1896) ont souvent constaté une hypertrophie de l'appareil interstitiel dans ces conditions, et surtout dans l'anémie pernicieuse (HANSEMANN). Dans le testicule d'un Homme de 30 ans, mort de fièvre continue après un long séjour à l'hôpital, MATHIEU (1898) constate que les cellules interstitielles sont nombreuses et la spermatogenèse absolument nulle. « Dans toutes les coupes nous trouvons des cristalloïdes de LUBARSCH en grand nombre... Nous n'avons trouvé nulle part de cristalloïdes de REINKE. Comme

aspect général, ce testicule ressemble beaucoup à un testicule de cryptorchide jeune. »

Nous avons constaté les mêmes faits sur des testicules d'individus morts de tuberculose. Les cellules interstitielles étaient parfaitement conservées et quelques-unes d'entre elles étaient bourrées de cristalloïdes.

L'étude des *testicules cryptorchides* va nous donner des résultats plus probants encore. Dans la plupart des cas de cryptorchidie, la glande génitale disparaît tandis que l'appareil interstitiel persiste. Ces faits ont été signalés par un certain nombre d'auteurs.

Mathieu (1898) montre que chez un Cheval cryptorchide, « la spermatogenèse est nulle et n'a jamais existé. Les éléments séminaux sont réduits à un seul type qui représente à peu près exactement la cellule de Sertoli. Les cellules interstitielles sont très mal représentées quoique cependant assez nombreuses..... quelques-unes ont conservé leur forme polygonale. » L'auteur fait la même observation chez l'Ane et chez le Porc. Il signale chez ce dernier animal que les cellules interstitielles sont belles et très nombreuses. « Nous n'avons pu remarquer, dit-il, aucune différence entre ces cellules et celles du Verrat soit quant au nombre, à la forme, à la pigmentation, à l'habitus en général. Dans les tubes, nous ne voyons qu'une seule espèce de cellules, les cellules de Sertoli, dans lesquelles nous voyons assez fréquemment des divisions amitosiques par clivage. »

Felizet et Branca (1898) ont fait une étude beaucoup plus complète que celle de leurs devanciers sur le testicule humain ectopique. Leurs observations sur les cellules interstitielles nous intéressent particulièrement. Chez l'enfant « les cellules interstitielles manquent le plus souvent, et, lorsqu'elles existent, elles sont toujours peu nombreuses. En revanche, le tissu conjonctif est bien développé, et, dans les ectopies de l'enfance, les plus atrophiantes, c'est sur lui que semblent porter surtout les lésions. »

Chez l'adulte on ne trouve dans les tubes que des cellules de Sertoli. « Les cellules épithélioïdes (interstitielles) sont extrêmement

nombreuses; elles apparaissent chargées de pigment, de graisse et de cristalloïdes et se rassemblent en nodules, en cordons, en anneaux. Elles constituent morphologiquement le véritable tissu de soutien du testicule adulte; de ce fait, elles occupent les espaces intertubulaires et se substituent plus ou moins au tissu conjonctif. »

« Somme toute, le testicule ectopique s'est toujours présenté à nous comme une glande dégénérée; c'est un organe mort tôt ou tard pour la fonction qui lui est dévolue. Il peut tenter sans doute d'élaborer des spermatozoïdes; il pourrait même arriver pour un temps à ses fins; mais c'est là un fait exceptionnel et nous ne saurions admettre, avec MM. Monod et Arthaud, qu'il est de règle de voir le testicule ectopique fournir des spermatozoïdes jusqu'à l'âge de vingt à trente ans. »

Cunéo et Lecène (**1900**) à la suite de leurs recherches sur les testicules ectopiques de deux Hommes adultes, remarquent d'une part l'atrophie des tubes séminifères et d'autre part l'augmentation numérique remarquable des cellules interstitielles. Cette augmentation des cellules interstitielles, quand au contraire la glande séminale disparaît, tend à démontrer qu'elles n'ont pas de relations avec la spermatogenèse. Au point de vue pathologique, disent les auteurs, ce grand développement des cellules interstitielles « explique d'une façon rationnelle la fréquence des tumeurs malignes dans le testicule ectopié et, parmi ces tumeurs, la prédominance des sarcomes. » Comme conclusion pratique, Cunéo et Lecène pensent que « l'ablation de tout testicule ectopique après la puberté s'impose, puisque non seulement la fonction spermatogénétique est définitivement abolie, mais que, de plus, ce testicule fournit un excellent terrain pour le développement des tumeurs malignes. »

En **1901**, Regaud et Policard rapportent des faits qui viennent confirmer ceux des auteurs précédents sur la structure du testicule en ectopie. Ils montrent que, chez le Porc cryptorchide, les cellules interstitielles du testicule « ont la même disposition, la même struc-

ture et sont proportionnellement aussi développées que dans le testicule normal adulte. »

Ayant eu à notre disposition plusieurs testicules de Porcs et de Chiens cryptorchides, nous avons pu vérifier sur ces organes les observations des auteurs précédents. Dans le testicule de Porc cryptorchide, on remarque l'absence de tous les éléments de la lignée spermatogénétique et la conservation intégrale de l'appareil interstitiel. Les tubes séminifères possèdent un diamètre considérablement diminué et sont séparés les uns des autres par des travées de cellules interstitielles un peu plus épaisses que dans le testicule du Verrat adulte.

Quand on examine à un grossissement considérable la face interne de la membrane propre de ces canalicules séminifères, on observe qu'elle est tapissée par une couche cytoplasmique semée de noyaux (fig. 11). Ceux-ci présentent la structure des noyaux Sertoliens de l'adulte. Ils sont moins nombreux que dans le testicule normal et sont semés dans un cytoplasme indivis. C'est bien un syncytium, et nous trouvons dans l'étude de cette disposition anormale et facile à interpréter la démonstration que les cellules de Sertoli ne méritent pas leur nom de cellules. Les noyaux Sertoliens et le cytoplasme qui les renferme constituent un syncytium ; Regaud (1898) a bien montré ce fait dans ses études sur la spermatogenèse du Rat.

Le cytoplasme Sertolien est creusé de loges, de cavités arrondies, de taille différente. On voit bien cet aspect sur la figure 10. Ces cavités se montrent remplies de sphérules graisseuses colorées en noir sur des préparations de pièces fixées par les liquides osmiqués. Les plus petites sont en général situées contre la face interne de la membrane propre, entre les noyaux Sertoliens contigus ; les plus grosses sont plus rapprochées du centre de la lumière canaliculaire. Sur les préparations traitées par la laque cuivrique d'hématoxyline, on observe également des spérules colorées en bleu foncé. Les plus volumineuses présentent un aspect mûriforme ; elles semblent constituées par un assez grand nombre de sphérules plus petites agglu-

tinées les unes avec les autres. Elles offrent une taille et une situation à peu près identiques à celles des globules de graisse, avec cette différence que ceux-ci paraissent arrondis. Avons-nous affaire dans les deux modes de préparation à des formations identiques de nature graisseuse ? Nous admettons volontiers l'interprétation de Regaud qui pense que « le produit de sécrétion du syncytium est histologiquement unique ; les gouttelettes graisseuses correspondent au centre incolore des vésicules de sécrétion. » Il nous faut ajouter que les globules de graisse sont toujours relativement volumineux, tandis que les produits colorables par la méthode de Weigert sont les uns très volumineux (vésicules de sécrétion de Regaud), les autres très petits et très colorés (grains de sécrétion de Regaud). Il est vraisemblable que seules les plus grosses des vésicules de sécrétion offrent vis-à-vis de l'acide osmique les réactions de la graisse ; leur substance subit en leur centre une transformation graisseuse et la laque cuivrique d'hématoxyline colore surtout l'enveloppe qui les entoure. On rencontre ces vésicules de sécrétion non seulement dans le syncytium Sertolien, mais aussi dans la lumière canaliculaire, en dehors des logettes intraprotoplasmiques.

On trouve également dans le syncytium un grand nombre de cristaux très allongés, terminés en pointe au niveau de leurs extrémités. Ils sont situés entre les noyaux de Sertoli, et contre la face interne de la membrane propre ; ce sont des cristaux de Charcot-Leyden. Ils existent souvent en masses assez considérables dans certaines régions des tubes séminifères. Mathieu avait déjà indiqué leur présence dans le testicule du Porc cryptorchide.

Entre les noyaux Sertoliens, on observe en outre des cellules cubiques appliquées contre la membrane propre. Ces cellules sont délimitées par une membrane nette et renferment un protoplasme homogène. Leur noyau arrondi contient un nucléoplasme légèrement colorable par les substances tinctoriales basiques, et une chromatine finement granuleuse répandue à peu près uniformément dans l'aire nucléaire ; on y observe un ou deux nucléoles assez peu colorables.

Une sorte de Nebenkern (sphère ou idiozome) existe à côté du noyau. Elles rappellent les grandes cellules sexuelles ou grandes cellules germinatives des tubes séminifères embryonnaires ou peut-être des *spermatogonies* (spermatogonies poussiéreuses de Regaud); cependant leurs dimensions sont plus considérables que celles des spermatogonies.

Il résulte donc de ces faits : 1° — que la seule évolution subie par les éléments séminaux embryonnaires dans le testicule ectopique consiste dans la différenciation des noyaux Sertoliens. Avant leur descente dans les bourses, les canalicules séminifères contenaient de grandes et de petites cellules germinatives. L'éveil de l'activité spermatogénétique ne s'est faite à aucun moment, puisque l'on rencontre encore dans les tubes des vestiges de leur état embryonnaire ; la persistance des grandes cellules germinatives en est une manifestation évidente. Les petites cellules germinatives, au contraire, se sont différenciées en noyaux Sertoliens parfaitement identiques à ceux de l'adulte. 2° — Le syncytium Sertolien y fonctionne activement ; il sécrète, comme chez l'adulte, des vésicules de sécrétion de Regaud, de la graisse, et une substance qui se concrète sous la forme de cristalloïdes. 3° — Notre étude montre enfin que l'appareil interstitiel existe dans le testicule ectopique avec tout le développement qu'on lui remarque dans le testicule normal. De plus, les éléments interstitiels du testicule ectopique fonctionnent d'une manière qui paraît aussi active que dans le testicule normal ; ils passent successivement par toutes les phases qui traduisent une activité sécrétoire intense (fig. 12) ; on aperçoit entre les cellules une grande quantité de produits de sécrétion et l'on observe des produits semblables dans les vaisseaux sanguins et lymphatiques qui peuvent en être légèrement distendus. Nous avons observé les mêmes faits, la même structure des canalicules séminifères, et le même développement dans l'appareil interstitiel des testicules de Chiens cryptorchides (fig. 13). La fonction sécrétoire est donc parfaitement conservée dans l'organe interstitiel ; celui-ci manifeste son indépendance vis-à-vis des éléments

sexuels au point de vue ontogénétique, puisqu'il s'est développé normalement alors que la glande génitale conserve à peu près ses caractères embryonnaires, et au point de vue fonctionnel, puisqu'il fonctionne alors qu'il n'a pas de glande génitale à nourrir.

L'*expérimentation* corrobore absolument les conclusions précédentes. Nous avons cherché à réaliser une expérience qui déterminât la dégénérescence des éléments séminaux en laissant intact l'appareil interstitiel. Nous sommes arrivés à ce résultat par la *ligature du canal déférent*. Toutes nos opérations ont été faites sur des Cobayes. Ces animaux, après ligature ou résection (sur une longueur de 1 centim.) du canal déférent, ont été laissés en expérience pendant des espaces de temps variables. Plus on s'éloigne du jour de l'opération, plus la dégénérescence de la glande séminale est accentuée. Les spermatozoïdes disparaissent tout d'abord, puis les les spermatides, les spermatocytes et enfin les spermatogonies. Chez un animal sacrifié cent deux jours après la ligature des deux canaux déférents, les tubes testiculaires sont très réduits de diamètre ; ils renferment seulement quelques noyaux de Sertoli semés dans un protoplasme indivis. Celui-ci est farci de granulations et de grosses sphérules colorées en noir après fixation par un liquide renfermant de l'acide osmique. Les cellules interstitielles subsistent entre les tubes séminifères. Elles forment, comme dans le testicule normal, des cordons et des traînées situés dans les carrefours glandulaires. Elles renferment dans leur cytoplasme des granulations acidophiles et quelques globules de graisse. Le testicule que nous avons ainsi transformé expérimentalement ressemble donc tout à fait au testicule d'un animal cryptorchide (fig. 17). Si l'on sacrifie les animaux à une période moins éloignée de l'opération on trouve encore des vestiges de la glande séminale, avec un appareil interstitiel toujours intact.

D'assez nombreux auteurs ont fait avant nous des expériences analogues aux nôtres ; mais aucun d'eux n'a signalé la disparition de la

glande séminale en même temps que la conservation de l'appareil interstitiel.

D'après Brugnone et Gosselin, la sténose du canal déférent n'a pas d'action sur la spermatogenèse et n'amène pas d'atrophie consécutive ; ces auteurs citent les observations d'Hommes dont le canal déférent manquait sur une étendue considérable dans sa portion funiculaire et sa portion inguinale, et dont le testicule contenait des spermatozoïdes. Gosselin formule ainsi ses conclusions :

1° Les testicules dont le sperme ne peut plus arriver dans les vésicules séminales ne s'atrophient pas ; 2° les testicules privés de leur communication avec les conduits d'excrétion n'en secrètent pas moins le sperme avec ses caractères physiologiques.

Ar. Cooper, Curling (1856), Godard (1857), ont extirpé partiellement le canal déférent et n'ont constaté aucune dégénérescence consécutive.

Brissaud (1880) a lié le canal déférent chez une trentaine de Lapins qu'il a partagés en deux lots. Les uns furent isolés, les autres cohabitèrent avec des femelles ; les premiers ne lui ont rien présenté d'intéressant. Chez les autres, peu de temps après la ligature, il constata que la spermatogenèse s'accomplit avec une extrême rapidité, exaltation passagère à laquelle fait suite une disparition progressive des cellules séminales. Deux à trois mois après la ligature, il ne reste plus que des tubes diminués de diamètre, aplatis, avec une ou deux rangées de cellules, qui leur donne l'aspect des canaux séminifères des adolescents.

« Dans le testicule, tout se borne à une exagération transitoire du travail spermatogénétique à la suite de laquelle l'organe, sans retourner à l'état embryonnaire, revient à une constitution plus simple, celle de la neutralité fonctionnelle, c'est-à-dire celle qui précède son développement complet ou qui correspond aux intervalles des époques du rut. »

L'un de nous (P. Bouin 1897) a observé, après ligature ou résection d'une partie du canal déférent, la disparition des éléments séminaux et a fait l'étude des phénomènes cytologiques anormaux que

l'on rencontre alors dans les tubes séminifères. Il ne s'est pas occupé des éléments interstitiels.

Pruneau (1900), comme Brissaud, a ligaturé le canal déférent chez des Lapins adultes : « Si l'on supprime artificiellement l'excrétion par la ligature des canaux déférents, qu'advient-il de l'organe glandulaire? Cette expérience a été faite par de nombreux auteurs (Pavone de Palerme; White, Guyon, Harrisson, etc..,) et de l'ensemble des relations publiées jusqu'à ce jour, on peut tirer la conclusion suivante :

« Ce testicule continue à se développer et à sécréter des spermatozoïdes (Cooper, Curling, Gosselin, Godard, etc...). Le testicule fait donc exception à la loi physiologique qui veut que la plupart des glandes s'atrophient après ligature de leur canal excréteur. » D'après Pruneau, le liquide spermatique est alors résorbé et cette « sécrétion récrémentitielle a une action générale sur l'organisme. »

On voit que la plupart des auteurs qui ont étudié l'action de la ligature du canal déférent sur la glande séminale n'admettent pas la disparition de cette glande. Pourtant cette disparition est constante et facile à observer. S'ils avaient attendu un temps suffisant après l'opération, il est indiscutable que leur opinion se serait modifiée.

Brissaud a certainement eu sous les yeux les preuves de la lente dégénérescence des éléments séminaux, mais lui non plus n'a pas laissé à la glande séminale le temps de dégénérer complètement.

Remarquons enfin qu'aucun des observateurs précédents ne s'est occupé des cellules interstitielles.

L'indépendance relative des deux glandes séminale et interstitielle peut donc être démontrée expérimentalement par la ligature ou la résection d'une partie des canaux déférents. On arrive au même résultat en faisant une *injection sclérogène dans l'épididyme.*

Pour faire ces injections, nous nous sommes servis d'une solution de chlorure de zinc au vingtième dans l'eau distillée dont nous avons injecté une gouttelette dans la tête de l'épididyme. Les résultats ont été absolument semblables à ceux que nous avait fournis la ligature

du canal déférent, mais ils ont été obtenus avec une plus grande rapidité. Quinze ou vingt jours après l'opération, les cellules séminales ont complètement disparu, sauf quelques noyaux Sertoliens. Les éléments interstitiels n'ont pas souffert de l'opération, on les retrouve entre les tubes avec leurs caractères morphologiques normaux.

Comme la ligature du canal déférent, l'injection sclérogène de l'épididyme a déjà été tentée par différents biologistes. Malassez et Terrillon, à la suite d'une injection de nitrate d'argent au 1/100e dans le canal déférent, ont déterminé une épididymite et une atrophie très avancée des tubes séminifères trois mois après l'injection. L'un de nous (P. Bouin 1897), a fait dans l'épididyme des injections sclérogènes suivant la méthode de Lannelongue et a constaté l'atrophie complète des éléments séminaux. Mais aucun de ces auteurs n'a signalé la conservation de la glande interstitielle, conservation qui s'oppose si nettement à la disparition de la glande séminale.

Toutes ces expériences produisent dans le testicule des altérations semblables à celles que l'on a observées dans certaines *affections de l'épididyme ou du canal déférent.*

Hansemann (1895) et plus tard Lubarsch (1896), ont montré que, chez des individus atteints d'*épididymite tuberculeuse,* les éléments séminaux dégénèrent complètement tandis que les cellules interstitielles persistent et augmentent même de nombre. Il en est de même, d'après Hansemann, dans les cas d'épididymite blennorrhagique. Lorsque la lésion reste localisée à l'épididyme et ne pénètre pas dans la trame conjonctive du testicule, les éléments interstitiels ne dégénèrent pas ; ils disparaissent au contraire lorsque la lésion atteint le testicule. Dans les deux cas, les éléments séminaux disparaissent complètement.

Mathieu (1898) a étudié les testicules de trois individus atteints d'épididyme tuberculeuse. Dans le premier cas, « la membrane propre des tubes est épaissie, les cellules interstitielles sont en partie disparues, en partie subissent la dégénérescence granulo-graisseuse. Les cellules nobles sont complètement dégénérées et remplies de

gouttelettes de graisse ; la spermatogenèse est abolie depuis longtemps.

« Dans le second cas, les cellules interstitielles sont rarement normales, la spermatogenèse est nulle.

« Dans le troisième, la spermatogenèse est encore active dans certains tubes, les cellules interstitielles sont abondantes. »

Nous rapporterons encore ici une observation de Regaud (**1901**), montrant quelles modifications structurales une lésion localisée à l'épididyme peut faire subir au testicule. Cette observation a été faite chez un Chien dont les testicules étaient normalement descendus dans les bourses. Les tubes séminifères de ces organes ne renferment plus que le syncytium nourricier ; les cellules interstitielles prennent un arrangement paraépithélial. L'auteur suppose que ces transformations résultent d'une orchite infectieuse guérie. Cette interprétation paraît vraisemblable si l'on se rappelle les résultats de Hansemann et de Lubarsch sur le testicule orchitique.

Nous avons étudié également des testicules appartenant à des Hommes et à un Cobaye atteints d'épididymite tuberculeuse.

1er cas, Homme. — Les tubes séminifères sont en dégénérescence ; on y trouve encore des spermatogonies et des spermatocytes ; les autres représentants de la lignée séminale s'amoncellent en magmas dégénérés. On aperçoit également de nombreux cristaux de Charcot-Leyden et quelques rares cristaux de Lubarsch dans les spermatogonies. Entre les tubes, se trouvent de vastes espaces conjonctifs renfermant des vaisseaux et des cellules interstitielles. Celles-ci sont normales et, en certains endroits, elles forment des travées épaisses qui entourent les tubes séminifères ; elles ne contiennent pas de cristaux de Reinke.

2e cas, Homme. — La spermatogenèse est complètement arrêtée ; beaucoup de tubes sont complètement dégénérés ; dans d'autres on retrouve des spermatogonies et des spermatocytes. Les cellules interstitielles possèdent leur aspect normal et renferment des cristalloïdes de Reinke.

3e cas. Homme. — Dans ce cas comme dans le précédent, la spermatogenèse est complètement abolie et la paroi des tubes séminifères est devenue très épaisse. Certains de ces tubes renferment seulement quelques rares noyaux Sertoliens ; les autres montrent encore des spermatogonies et des spermatocytes. Les cellules interstiticlles sont très nombreuses ; elles renferment un grand nombre de cristalloïdes.

4e cas, Cobaye. — Sur une coupe du testicule de cet animal, observée à un faible grossissement, on voit que les tubes séminifères sont petits et disposés par groupes séparés par des espaces considérables ; à un plus fort grossissement, on reconnaît dans les espaces intratubulaires des cellules interstitielles dont le nombre est beaucoup plus grand qu'à l'état normal. Les éléments séminaux ont complètement disparu, sauf quelques noyaux de Sertoli.

Toutes ces observations nous montrent que l'oblitération pathologique des voies excrétrices du sperme a le même retentissement sur la structure du testicule que l'oblitération expérimentale. Les résultats de cette oblitération pathologique sont naturellement moins nets que les résultats fournis par l'expérimentation ; les lésions qui la produisent sont plus complexes ; elles peuvent déterminer non seulement la sténose des voies excrétrices du sperme, mais aussi celle des vaisseaux sanguins. La glande tout entière, séminale et interstitielle, dégénère alors peu à peu. C'est ce qu'on a observé dans un certain nombre de cas d'épididymite ou d'orchite ; il en est sans doute de même dans certains cas de cryptorchidie. Mais, en règle générale, la vascularisation persiste alors que les voies excrétrices du sperme sont obstruées et, dans ces conditions, la glande interstitielle conserve son intrégrité morphologique et fonctionnelle.

Nous rapporterons enfin un dernier fait, auquel nous attribuons une importance particulière, parce qu'il démontre, non seulement l'indépendance des deux glandes testiculaires, mais aussi l'importance fonctionnelle de la glande interstitielle vis-à-vis de l'organisme. Il s'agit d'un Verrat, cryptorchide abdominal d'un côté et castré de l'autre, qui a offert, à la suite de cette opération, une *hypertrophie*

compensatrice de la glande interstitielle. Les faits qui démontrent cette hypertrophie compensatrice sont les suivants :

Chez le Verrat adulte cryptorchide abdominal bilatéral, les deux testicules sont beaucoup moins volumineux que chez le Verrat entier ; le volume de chacun d'eux est à peu près égal au tiers du volume d'un testicule normal. Ces organes ectopiques pèsent environ 80 grammes chacun ; leur structure est celle que nous avons décrite précédemment (fig. 9).

Chez le Verrat adulte, cryptorchide abdominal unilatéral, auquel nous faisions allusion ci-dessus, nous trouvons un testicule plus petit qu'un testicule de Verrat entier mais beaucoup plus volumineux que l'un des deux organes du cryptorchide bilatéral. Ce testicule pèse 180 grammes; sa structure est tout à fait semblable à celle des testicules du cryptorchide bilatéral. L'examen des coupes montre que ce testicule ne doit pas son développement à la présence d'une plus grande quantité de tubes testiculaires ou à la plus grande épaisseur de ces tubes ; il démontre, au contraire, que cette augmentation de volume est uniquement due au grand développement de la glande interstitielle (fig. 8).

Pour bien mettre ce fait en évidence, nous avons placé l'une à côté de l'autre les deux figures qui représentent l'une une coupe de testicule appartenant à un cryptorchide bilatéral (fig. 9), l'autre une coupe du testicule ectopique unilatéral (fig. 8). On voit que, dans le premier cas, les travées interstitielles possèdent à peu près l'épaisseur normale ; cette épaisseur est au moins deux fois plus considérable chez le second animal.

La castration unilatérale a donc déterminé dans la glande interstitielle du testicule ectopique une hypertrophie compensatrice analogue à celle qu'on voit se produire dans beaucoup de cas analogues ; toutes les fois, par exemple, qu'on extirpe une glande à un système glandulaire pair, l'autre glande s'hypertrophie jusqu'à suppléer exactement l'organe dont l'individu a été brusquement privé. Les produits élaborés par cet organe hypertrophié sont alors déversés

dans l'organisme en quantité suffisante et normale. C'est évidemment ce qui s'est produit dans le cas que nous venons de relater. Cette observation nous démontre donc l'importance fonctionnelle de la glande interstitielle et nous permet de lui soupçonner un rôle de *sécrétion interne* dont nous allons rechercher la signification dans les pages qui vont suivre.

C. — Rôle probable.

Nous savons que la majorité des morphologistes considèrent l'appareil interstitiel comme un organe trophique servant à la nutrition des divers représentants de la lignée spermatogénétique. Quelques autres cependant, à la suite de leurs observations soit sur le testicule normal, soit sur le testicule ectopique (Reinke, Regaud), ont envisagé la possibilité d'un rôle de sécrétion interne.

Dans le Traité d'histologie pratique de Renaut, Regaud (**1899**), donne l'hypothèse suivante au sujet du rôle des éléments interstitiels. « La signification physiologique des cellules interstitielles est encore très obscure. Il est très probable que les granulations graisseuses et les corps cristalloïdes que l'on y rencontre sont des matériaux nutritifs de réserve destinés à l'épithélium séminal. Les cellules interstitielles placées au voisinage des vaisseaux puisent sans doute et emmagasinent ces matériaux peu à peu pour les céder d'une façon plus ou moins massive et rapide, en cas de besoin, aux tubes séminifères. Peut être sont-elles aussi un agent de cette sécrétion interne du testicule si nettement mise en évidence par Brown-Séquard ».

Regaud et Policard (**1901**), à la suite de leurs recherches sur le testicule du Porc, admettent qu'il « y a une indépendance relative, anatomique et fonctionnelle, entre les cellules interstitielles et les tubes séminifères; et il est permis de rattacher à une sécrétion interne particulière, depuis longtemps soupçonnée, les phénomènes sécrétoires dont les cellules interstitielles sont le siège. »

Reinke (**1896**) a constaté le passage de la substance des cristalloïdes dans les lymphatiques; non seulement il admet l'existence d'une

sécrétion interne, mais il émet l'hypothèse qu'elle tient sous sa dépendance l'ardeur génitale (Geschlechtstrieb). Cette hypothèse lui semble cependant par trop audacieuse.

Cette opinion de Reinke, Regaud et Policard n'a pas été admise par les auteurs qui se sont occupés ultérieurement de cette question. Felizet et Branca (1902), dans leurs nouvelles études sur le testicule humain ectopique, écrivent en effet :

« Nous nous étions demandé un moment s'il ne s'établit pas une sorte de balancement entre les deux sécrétions du testicule : si la sécrétion externe (élaboration des spermatozoïdes), en disparaissant, ne laisse pas le champ libre à la sécrétion interne. L'examen des faits nous a fait bien vite rejeter cette hypothèse. »

Nous rappelons aussi les conclusions des deux auteurs en ce qui concerne le rôle des cellules interstitielles.

« 1° Chez l'enfant les cellules interstitielles sont rares et mal caractérisées.

« 2° Chez l'adulte, les cellules interstitielles sont toujours reconnaissables, bien que de nombre très variable. Elles élaborent des produits de sécrétion multiples, mais pour être incontestable, ce rôle sécrétoire n'en est pas moins obscur. Les faits nous ont appris que les cellules interstitielles ne sont pas en relation étroite et absolue avec la spermatogenèse ; les cellules interstitielles sont-elles les organes de cette sécrétion que Brown-Séquard accorde à la glande séminale ? nous l'ignorons et nous l'ignorerons jusqu'au jour où, en rapprochant le syndrôme de la lésion, l'on établira les relations du féminisme avec les cellules interstitielles. Si cette démonstration ne peut être fournie, il y aura lieu, sans doute, d'envisager la question sous une autre face et d'en revenir, en la complétant toutefois, à l'hypothèse de Lenhossèk. »

Toutes ces études morphologiques sont évidemment susceptibles de nous faire soupçonner le rôle de sécrétion interne de la glande interstitielle, mais elles n'en démontrent pas l'existence et ne peuvent nous renseigner sur sa signification.

D'autre part, pendant que s'édifiaient ces travaux sur la structure du testicule dans les conditions normales et pathologiques, de nombreuses observations cliniques étaient faites par les médecins et les vétérinaires. Ces observations nous ont donné des renseignements intéressants sur la physiologie générale du testicule ; elles nous ont fait connaître son influence sur l'organisme en nous montrant les transformations qu'il subit chez les castrats, les cryptorchides, et dans certaines affections du testicule. Mais ces auteurs, n'étant pas suffisamment renseignés sur la structure de cet organe, n'ont pu préciser la cause des phénomènes qu'ils ont observés.

Un rapprochement entre les observations cliniques et la morpthologie va nous permettre de montrer qu'il existe une sécrétion interne dans le testicule, que cette sécrétion a pour siège la glande interstitielle et qu'elle a un rôle dont nous nous efforcerons de saisir les grandes lignes.

Les observations cliniques sur les Hommes et les animaux cryptorchides, chez lesquels, comme nous l'avons vu, la *glande interstitielle persiste seule dans la grande majorité des cas*, vont nous renseigner à ce triple point de vue.

Variot et Besançon (1892), ont observé plusieurs Hommes cryptorchides vigoureux *possédant tous les attributs de la virilité :* leur sperme ne renferme pas de spermatozoïdes. Au sujet de l'un d'eux : « l'éjaculation est abondante, disent les auteurs, mais le liquide est clair et filant. A l'examen microscopique, on trouve dans le sperme des cellules lymphatiques, des granulations nombreuses, des cristaux aciculés, des gouttes d'apparence oléagineuse, mais nous n'y avons pas découvert de spermatozoïdes..... Il est bien évident que, dans ce cas, la sécrétion testiculaire, retentissant sur la nutrition et sur le développement, a continué de se faire avant comme après la puberté, indépendamment de la spermatogenèse qui a toujours manqué. »

« Chez les animaux, continuent les auteurs, on rencontre assez fréquemment des cryptorchides. Les chevaux cryptorchides

sont en général considérés comme inféconds, et cependant la plupart d'entre eux ressemblent aux Chevaux entiers par leurs formes extérieures ; ils sont vifs, peu maniables, méchants même et l'opération de la castration devient indispensable. Il semble donc qu'on puisse conclure des observations faites sur les chevaux pifs que les fonctions du testicule ectopique continuent de se produire, bien que ces animaux soient privés de la spermatogenèse. »

Pour résumer, Variot et Besançon concluent que la glande testiculaire, alors même qu'elle ne produit pas de spermatozoïdes, ne reste pas inactive et qu'elle peut continuer à jouer son rôle régulateur essentiel sur le développement général de l'organisme.

Ces deux auteurs ne paraissent pas très renseignés sur la structure du testicule ectopique. Tout ce qu'ils peuvent dire, c'est qu'à première vue les cellules contenues dans les tubes séminifères, dans le cas d'ectopie inguinale, diffèrent peu de celles que renferment les testicules normaux. Ces auteurs ont soupçonné la fonction de sécrétion interne du testicule ; mais leurs recherches incomplètes sur la morphologie de cet organe ne leur ont pas permis d'en découvrir le siège.

Parmi les nombreuses observations qui démontrent la conservation des instincts génésiques chez les cryptorchides, nous rappellerons celle de Horday.

« Le 25 juillet dernier (1899), dit M. Horday, professeur de clinique au collège de Londres, on amène à la clinique du collège un terrier irlandais bâtard, âgé de 16 mois, pour le faire émasculer et supprimer si possible des instincts trop vagabonds. La palpation ne donnant aucun résultat, l'animal est couché sur la table opératoire et anesthésié. On incise le scrotum et on procède à la recherche des organes générateurs dans le canal inguinal. Tentative tout aussi infructueuse que la palpation. La plaie suturée est pansée au collodion iodoformé et se cicatrise sans accidents.

« Le 8 août, le chien est recouché et endormi au chloroforme.

La laparotomie est faite sur la ligne médiane.... Les deux testicules retirés près de l'anneau inguinal inférieur sont enlevés après ligature de l'artère..... Ils sont un peu moins volumineux que des testicules (environ un tiers en moins)..... Le 18 août la cicatrice est à peine visible.

« Le terrier n'a pas été perdu de vue; il se porte toujours très bien et, à la grande satisfaction de son propriétaire, il a perdu ses instincts coureurs et vagabonds. »

Quelques points sont à retenir dans cette observation; tout d'abord le volume des testicules (deux tiers des testicules normaux). La diminution de taille qu'ont subie ces testicules est exactement celle que nous avons observée chez le Porc cryptorchide. Chez le Chien opéré par M. Horday, comme chez tous les animaux cryptorchides, le rapetissement du testicule était indiscutablement dû à la disparition de la glande séminale. Nous avons vu que cet animal avait cependant gardé son ardeur génitale, et que l'enlèvement de la glande interstitielle lui a fait perdre ses « instincts coureurs et vagabonds ». Tout se passe donc comme si l'ardeur génitale était sous la dépendance de la glande interstitielle du testicule.

Cette conclusion peut s'appuyer sur une multitude d'observations semblables à la précédente et faites sur de nombreux animaux, le Cheval et le Verrat en particulier.

Le Cheval cryptorchide est un animal qui, tout en étant inapte à la fécondation, garde toute son ardeur génitale; c'est un fait connu de tous les vétérinaires et tellement indiscuté que la jurisprudence a dû en tenir compte. En 1894, M. Nivard, jurisconsulte de la guerre, écrivait en effet : « Je n'ai pas à examiner si les qualités du cheval cryptorchide restent les mêmes; il me suffit de constater que, dans cet état, le cheval conserve le caractère, les passions et les vices du cheval entier; car, mis en présence d'une jument il se livre à des manifestations sur la nature desquelles il est impossible de se méprendre. Un cheval cryptorchide est donc un cheval entier, défectueux il est vrai, mais un cheval entier véritable. »

Une nouvelle preuve de la conservation de l'ardeur génitale chez le Cheval possédant des testicules dans lesquels la glande séminale a disparu nous est encore fournie par une tentative de remplacement de la castration par la ligature des canaux déférents. Dans différents pays et notamment en Belgique, certains vétérinaires, au lieu de castrer les jeunes Poulains, essayèrent de ligaturer ou de réséquer une partie des canaux déférents, pensant arriver ainsi aux mêmes résultats. Mais ils constatèrent qu'après cette opération les Chevaux gardaient les mêmes allures et la même ardeur que les entiers. Inutile de dire que la ligature des canaux déférents fut rapidement abandonnée, sans que ces résultats inattendus aient reçu une explication vraisemblable.

Les recherches expérimentales que nous avons entreprises sur le Cobaye et dont nous avons donné plus haut les résultats, éclairent les résultats obtenus par ces opérateurs et nous permettent de comprendre pourquoi la ligature des canaux déférents ne saurait remplacer la castration. Après ligature des canaux déférents, comme nous l'avons vu, la glande séminale s'atrophie et disparaît; la glande interstitielle persiste au contraire, et l'animal ligaturé possède des testicules semblables par leur constitution aux testicules d'un cryptorchide ; il n'y a dès lors rien d'étonnant à voir l'animal ligaturé garder son ardeur génitale.

Nos recherches expérimentales nous permettent aussi de comprendre les résultats obtenus après l'opération de l'épididymectomie. Après avoir enlevé l'épididyme à des Chevaux atteints d'épididymite tuberculeuse, Bardenhauer n'observa pas l'atrophie du testicule, et ses opérés devinrent inféconds, mais non pas impuissants. Il est arrivé assez fréquemment à des chirurgiens vétérinaires d'enlever à des Chevaux cryptorchides l'épididyme très développé qu'ils ont pris pour le testicule. Ces Chevaux ont toujours conservé leur ardeur génitale à la suite de cette opération.

On a fait des observations semblables sur le Verrat cryptorchide ou Verrat rile. M. Festal a donné du Verrat cryptorchide une descrip-

tion qui nous servira d'argument : « Sous le nom de *riles*, on désigne les Verrats dont un ou les deux testicules sont restés dans la cavité abdominale... Le commerce et les éleveurs repoussent ces animaux parce qu'ils s'engraissent mal, sont difficiles à mettre aux champs et ont une chair d'une odeur très forte et même repoussante.

« Le cochon *rile* présente les caractères suivants : les yeux sont rouges et animés, le train antérieur, toutes proportions gardées, plus développé que le train postérieur; le derrière est grêle et pointu; l'encolure forte, les crochets très prononcés, la partie antérieure du fourreau est grosse. Si on met cet animal avec d'autres porcs, il saute dessus et les mord avec acharnement; sa bouche devient promptement écumeuse; il fait entendre un grognement sourd et saccadé, sa voix est plus accentuée que celle du cochon. L'étable dans laquelle il est enfermé exhale une odeur un peu urineuse, mais très forte, nauséabonde et presque toujours sa litière est détournée. Assez souvent et même le plus souvent, il est ce qu'on appelle *rouilleux*, c'est-à-dire que sa peau, au lieu d'être blanche, est rouge, onctueuse et pleine de crasse. Ces animaux, qu'ils soient monorchides ou anorchides, sont impropres à la reproduction : je m'en suis assuré à plusieurs reprises. »

Cette description du Cochon rile démontre non seulement l'influence de la glande interstitielle sur l'ardeur génitale, mais nous laisse de plus entrevoir que cette glande possède une action générale qui se manifeste sur l'organisme tout entier. Le Verrat cryptorchide ressemble en effet beaucoup plus à un Verrat normal qu'à un Cochon castré. Ses crochets sont bien développés, son encolure est forte, sa chair est presque impropre à la consommation... Voilà des caractères que fait disparaître la castration, mais qui persistent lorsque, à la place d'un testicule normal, il n'existe plus qu'une glande interstitielle.

Les observations précédentes nous démontrent donc qu'il existe une différence profonde entre les cryptorchides et les castrats. Cepen-

dant ce fait n'est pas tout à fait général. On rencontre aussi des cryptorchides qui possèdent les caractères extérieurs des castrats et qui ont perdu l'instinct génésique.

« Il est remarquable, disent VARIOT et BEZANÇON, que chez un certain nombre de cryptorchides (humains), ceux dont les testicules manquent en apparence ou restent profondément cachés dans le ventre, on observe un facies tout à fait semblable à celui des eunuques castrés dans l'enfance ; la verge du cryptorchide abdominal s'érige mal ou pas du tout ; les attributs extérieurs de la virilité, la barbe, les poils au pubis, la gravidité de la voix, etc..., font également défaut. »

VARIOT (**1892**) rapporte l'histoire d'un Homme qui présentait une absence complète des testicules, autant du moins qu'on peut s'en convaincre par l'exploration du scrotum des canaux inguinaux et des fosses iliaques. Il offrait tous les attributs du féminisme. A ce propos l'auteur fait remarquer que « si les testicules restent cachés dans l'intérieur du ventre, il se sclérosent, s'atrophient et ils sont stériles. Les tubes testiculaires, avec leurs cellules spéciales, ne forment pas de spermatozoïdes et, par suite, l'organe ne remplit pas ses fonctions naturelles. Ces conditions équivalent à la suppression des testicules, à la castration. Le cryptorchide présente donc les caractères habituels de l'eunuque. Le défaut de fonctionnement des glandes génitales chez l'Homme entraîne des troubles considérables de la nutrition et du développement que l'on observe aussi chez les animaux castrés. »

Il serait facile de trouver dans la littérature médicale un certain nombre de cas analogues à ceux que nous venons de signaler. Il existe donc au point de vue qui nous occupe deux sortes de cryptorchides. Les uns ne se différencient des individus normaux que par leur inaptitude à la fécondation ; ils conservent tous les caractères de la virilité et leur ardeur génitale ; les autres ont le facies des castrats. On n'a jamais découvert l'explication de ce phénomène. Ce que nous soupçonnons du rôle de la glande interstitielle nous amène

à penser que les lésions du testicule ectopié peuvent être plus ou moins profondes. Si elles se bornent à empêcher le développement de la glande séminale sans arrêter celui de la glande interstitielle, le cryptorchide acquiert tous les caractères d'un individu normal ; si ces lésions atteignent la glande interstitielle en même temps que la glande séminale, le cryptorchide ressemble à un eunuque.

Nous ne possédons pas de fait qui nous démontre que, dans les testicules des cryptorchides semblables aux castrats, la glande interstitielle a disparu. Mais nous savons que, dans les testicules de certains cryptorchides, on a signalé l'absence des cellules interstitielles. Telle est, par exemple, l'observation de Mathieu (1898) sur un testicule de Cheval à cryptorchidie abdominale. Nous ferons en outre remarquer que la sclérose complète du testicule a été signalée surtout dans l'ectopie abdominale ; et ce sont les cryptorchides abdominaux, chez l'Homme du moins, qui présentent le plus souvent les attributs du féminisme. Quoi qu'il en soit, une étude soigneuse, clinique et histologique, l'étude clinique de l'individu cryptorchide et l'étude histologique de leurs testicules ectopiés serait indispensable pour trancher la question. Elle est plus simple chez les animaux et peut être considérée comme résolue chez le Cheval et le Verrat notamment où l'abondance des cellules interstitielles rend l'observation facile et supprime les erreurs d'interprétation : on peut considérer, dans la plupart des cas, leurs organes ectopiques comme une glande interstitielle pure et la persistance de celle-ci détermine la persistance des caractères morphologiques et physiologiques que nous avons signalés précédemment.

Nous admettons donc que, chez les Mammifères, l'instinct sexuel et les caractères sexuels secondaires (cette expression étant prise dans son sens le plus large) se trouvent sous la dépendance de la glande interstitielle du testicule. C'est également dans la disparition de la glande interstitielle que nous sommes disposés à trouver la cause des modifications subies par l'organisme après la castration. Les observations morphologiques et cliniques tendent à démontrer le bien

fondé de cette hypothèse. Mais seules des expériences nombreuses et variées peuvent donner la solution de ces problèmes. Nous en avons entrepris un grand nombre, et nous espérons pouvoir bientôt en faire connaître les résultats.

D. — Résumé et Conclusions

1. — Les cellules interstitielles existent dans tous les testicules des Mammifères étudiés jusqu'ici à ce point de vue. Elles sont plus ou moins abondantes suivant les espèces animales. Elles présentent tous les caractères cytologiques des éléments glandulaires, comme l'indiquent la structure de leur noyau, la présence dans leur cytoplasme de nombreux produits de sécrétion (grains et vésicules de sécrétion, graisse, pigment, cristalloïdes) et l'existence d'un cycle sécrétoire (Voir page 488).

2. — Les cellules interstitielles constituent dans leur ensemble un organe glandulaire, la *glande interstitielle*, qui possède une indépendance relative vis-à-vis de la glande séminale au triple point de vue ontogénétique, morphologique et fonctionnel.

Cette indépendance se manifeste :

a) Dans le testicule jeune où elle acquiert un grand développement et fonctionne alors que la glande génitale possède encore ses caractères embryonnaires.

b) Dans le testicule adulte où l'on trouve un grand nombre de cellules interstitielles loin des tubes séminifères, dans l'albuginée, le corps d'Highmore, les travées conjonctives, et où leur orientation est surtout périvasculaire.

c) Dans le testicule vieux, où elles conservent leur intégrité alors que les éléments sexuels sont en dégénérescence ou ont disparu.

d) Dans les testicules d'individus atteints d'affections cachectisantes où l'on constate les mêmes phénomènes que dans les testicules vieux.

e) Dans les testicules ectopiques où la glande interstitielle possède

son développement normal et où les représentants de la lignée spermatogénétique n'existent pas.

f) Dans les testicules d'animaux dont les canaux déférents ont été ligaturés ou réséqués sur une certaine étendue ; dans ces conditions la glande séminale dégénère lentement puis disparaît; la glande interstitielle persiste et présente les manifestations cytologiques habituelles de son activité.

g) Dans les testicules dont les voies excrétrices ont subi une sténose expérimentale (injections sclérogènes dans l'épididyme) ou pathologique (épididymite tuberculeuse, blennorrhagique...). On y constate la même dissociation morphologique que dans les cas précédents.

h) Cette indépendance s'est manifestée à nous d'une façon particulièrement nette dans le testicule ectopique d'un Verrat adulte, cryptorchide abdominal unilatéral, et dont l'autre testicule avait été extirpé dans le jeune âge. La glande interstitielle de cet organe ectopique présente un développement considérable. Elle est deux fois plus développée que celle d'un testicule normal ou que celles des testicules ectopiques bilatéraux. Cette glande a donc subi une hypertrophie compensatrice, manifestation évidente de l'importance de sa fonction.

3. — L'existence d'une sécrétion interne dans cette glande interstitielle devient évidente si l'on rapproche ces notions morphologiques des observations cliniques recueillies par les médecins et les vétérinaires.

Ces observations démontrent que les hommes et les animaux cryptorchides conservent leur ardeur génitale et les attributs extérieurs de la virilité, tout en étant inféconds. Il en est de même chez les animaux qui ont subi la résection des canaux déférents ou l'épididymectomie. Cependant certains cryptorchides ne possèdent aucune activité génitale et offrent tous les attributs du féminisme. Ce sont probablement ceux chez lesquels la glande interstitielle a subi la dégénérescence comme la glande séminale.

La glande interstitielle nous apparaît donc comme un organe qui

élabore probablement des matériaux nutritifs pour la glande séminale, et qui, par sa sécrétion interne, tient sous sa dépendance l'ardeur génitale et le déterminisme des caractères sexuels secondaires.

EXPLICATION DES PLANCHES

PLANCHE XVII

Fig. 1. Testicule du Cochon de lait. Les tubes séminifères sont séparés les uns des autres par une masse de tissu interstitiel très abondante. Celui-ci est séparé en lobules arrondis ou polyédriques par des travées conjonctives. Dans les espaces interlobulaires, on trouve encore du tissu interstitiel et de gros vaisseaux sanguins. Fixation par le formol picro-acétique. Coloration par l'hémalun, l'orange et la méthyléosine. × 80.

Fig. 2. Testicule d'un jeune Cochon de lait observé à un plus fort grossissement. La cellules interstitielles sont encore très petites avec noyau central et cytoplasme peu développé. Les tubes séminifères possèdent encore leur structure embryonnaire ; on n'y remarque que des petites et des grandes cellules germinatives. Même technique. × 400.

Fig. 3. Testicule d'un Cochon de lait un peu plus âgé que le précédent. Les cellules interstitielles sont plus volumineuses et leur noyau devient excentrique Même technique. × 400.

Fig. 4. Même objet. Testicule plus avancé que les deux précédents. Les tubes séminifères possèdent toujours la même structure. On remarque à leur intérieur un grand nombre de gouttelettes colorées par l'acide osmique. Les cellules interstitielles situées à la périphérie du lobule ont considérablement augmenté de volume : leur noyau est excentrique ; leur cytoplasme est divisé en deux régions : une masse centrale arrondie et condensée, et une partie périphérique, vésiculeuse, dans laquelle se trouvent de fines granulations mises en évidence par l'acide osmique. Les cellules interstitielles situées au centre du lobule ont gardé l'aspect jeune qu'elles présentaient au stade précédent.

Fixation par le liquide de Flemming. Coloration par la safranine, le violet de gentiane, l'orange et la méthyléosine. × 440.

Fig. 5 et 7. Cellules interstitielles du même testicule traitées par une technique différente et vues à un fort grossissement. Fixation par le liquide de Tellyesniczky (bichromate acétique) coloration par l'hématoxyline cuivrique (méthode de Weigert). Dans ces cellules on aperçoit au niveau de leur région périphérique un grand nombre de fines granulations de taille différente qui paraissent se fusionner les unes avec les autres pour donner des plaques irrégulières. Celles-ci augmentent de nombre et de volume, et finissent par constituer des traînées anfractueuses qui occupent la périphérie de la cellule (fig. 7) On voit dans cette figure des

flaques d'aspect identique situées entre les cellules interstitielles, et d'autres analogues à l'intérieur du tube séminifère (en bas et à droite de la figure). × 1000.

Fig. 6. Cellules interstitielles du même testicule. Fixation par le formol picro-acétique. Coloration par la laque ferrique d'hématoxyline et l'orange. La laque ferrique a mis en évidence de fines granulations situées dans la région périphérique de la cellule. En dehors de celles-ci, on voit de larges espaces clairs où se trouve contenue la substance qui retient la laque cuivrique d'hématoxyline. × 1000.

PLANCHE XVIII.

Fig. 8-9. Testicules de Verrats cryptorchides. L'un de ces Verrats était un cryptorchide bilatéral. L'autre était un cryptorchide unilatéral dont le second testicule, normalement descendu dans les bourses, avait été enlevé par la castration. La figure 9 représente la coupe d'un des deux testicules du premier animal; la figure 8 la coupe du testicule ectopique du second Verrat.

Dans ces deux figures, on remarque l'absence des divers représentants de la lignée spermatogénétique. On trouve seulement à l'intérieur des tubes des noyaux Sertoliens semés dans un cytoplasme indivis. Les cellules interstitielles, au contraire, existent en grand nombre entre ces tubes. Elles sont beaucoup plus abondantes dans la figure 8 que dans la figure 9. Dans la figure 9, elles forment des travées dont l'épaisseur est sensiblement égale à celle des travées du testicule normal (voy. fig. 20). Dans la figure 8, ces travées présentent une épaisseur beaucoup plus considérable (le double environ). L'organe interstitiel a donc subi une hypertrophie probablement compensatrice. Fixation par le bichromate acétique. Coloration : hémalun, aurantia, méthyléosine. × 200.

Fig. 10. Même objet que pour la figure 8. Fixation dans le liquide de Flemming, coloration : safranine et vert lumière. Mise en évidence à l'intérieur des tubes de gouttelettes graisseuses logées à l'intérieur des vacuoles creusées dans le cytoplasme Sertolien. × 200 (1).

Fig. 11. Cellules interstitielles de Verrat cryptorchide. Fixation par le formol picro-acétique. Coloration par la laque ferrique d'hématoxyline et l'orange. Les cellules interstitielles ont un aspect général semblable à celui qui a été représenté dans la figure 6, mais dont la décoloration a été poussée plus loin. Les grains de sécrétion sont décolorés. Au centre de la sphère cytoplasmique, on voit un double granule coloré en noir; ce sont des centrioles. — A l'intérieur des tubes séminifères, on aperçoit de longs cristaux acidulés plongés dans le syncytium Sertolien. × 1200.

Fig. 12. Cinq stades successifs de l'évolution des cellules interstitielles chez le Verrat cryptorchide. Fixation par le liquide de Tellyesniczky. Coloration par l'hématoxyline cuivrique (Weigert). On peut observer sur ces cellules

(1) Les teintes de la figure 10 n'ont pas été représentées exactement. Les granulations intratubulaires devraient être noires, les noyaux rouges et le cytoplasme vert.

l'établissement progressif de la sécrétion. Ce noyau devient de plus en plus excentrique ; le cytoplasme augmente de volume et se différencie en deux parties ; une centrale condensée et sphérique ; une périphérique où apparaissent des granulations de plus en plus nombreuses et volumineuses. × 1200.

FIG. 13. Testicule de Chien cryptorchide. Carrefour intertubulaire rempli de cordons de cellules interstitielles. Ces cordons sont séparés les uns des autres par des espaces clairs (lymphatiques), des fibres et cellules conjonctives, et des vaisseaux sanguins.

Les tubes séminifères renferment seulement des noyaux Sertoliens et un cytoplasme indivis.

Fixation par le formol picro-acétique, hémalun, aurantia. × 500.

PLANCHE XIX.

FIG. 14. Testicule de Verrat adulte.

Lés cellules interstitielles forment des travées épaisses entre les tubes séminifères. Fixation au bichromate acétique. Coloration à l'hémalun et à la méthyléosine. × 200.

FIG. 15. Testicule de Verrat adulte.

Fixation au bichromate acétique. Coloration par la laque cuivrique d'hématoxyline.

On voit dans les cellules interstitielles les vésicules de sécrétion représentées dans la figure 7. Dans l'intérieur des tubes séminifères, on aperçoit de semblables vésicules contenues dans le cytoplasme Sertolien. Ces flaques se fragmentent en vésicules plus petites qui cheminent dans les tiges des spermatoblastes et qui passent de là dans le corps des spermatides pendant leur métamorphose. × 500.

FIG. 16. Testicule de Cobaye adulte.

Chez les Cobayes adultes, les cellules interstitielles sont relativement peu abondantes, elles sont localisées sous forme de longues traînées dans certains espaces canaliculaires. La figure représente un de ces espaces. Remarquer la disposition des cellules interstitielles autour des vaisseaux sanguins.

Fixation au formol picro-acétique. Coloration à l'hémalun et à la méthyléosine. × 400.

FIG. 17. Testicule de Cobaye extirpé 78 jours après la ligature du canal déférent.

Dans les tubes séminifères, les éléments de la lignée spermatogénétique ont disparu; on n'y observe plus que des éléments Sertoliens et quelques spermatogonies. Les cellules interstitielles sont demeurées intactes.

Même fixation et coloration. × 400.

FIG. 18. Testicule de Chat adulte.

La figure représente une partie de l'albuginée au-dessous de laquelle on aperçoit la coupe de tubes séminifères. Dans l'albuginée, les cellules interstitielles forment des traînées plus ou moins volumineuses. Ces cellules sont bourrées de granulations qui noircissent sous l'action de l'acide osmique.

Fixation par le liquide de Flemming ; coloration par la safranine et le vert lumière. × 500.

Fig. 19. Testicule de Cheval âgé de 15 mois.

A l'intérieur des tubes séminifères, on observe des spermatogonies et des noyaux Sertoliens (début de la préspermatogenèse). Entre les tubes, se trouvent deux sortes de cellules interstitielles. Les unes, très volumineuses, ont un noyau excentrique, une sphère cytoplasmique centrale et une zone périphérique vacuolaire très développée. Les autres, plus foncées, sont constituées par un noyau rejeté à la périphérie et par un cytoplasme bourré de grosses granulations qui retiennent énergiquement certaines couleurs acides (aurantia).

On distingue entre ces deux sortes d'éléments des cellules plus petites, fusiformes ou cubiques qui se transformeront ultérieurement en cellules interstitielles adultes.

Fixation au formol picro-acétique. Coloration à l'hématéine, éosine, aurantia. × 800.

AUTEURS CITÉS

1897. Bardeleben (von). Die Zwischenzellen des Säugethierhodens. (*Anatomischer Anzeiger* nos 19 et 20).

1898. Beissner. Die Zwischensubstanz des Hodens und ihre Bedeutung. (*Archiv. für mikr. Anat.* Bd. LI).

1871. Boll. Untersuchungen über den Bau und die Entwickelung der Gewebe. (*Archiv. für mikr. Anat.* Bd. VII).

1897. Bouin (P.). Phénomènes cytologiqnes anormaux dans l'histogenèse et l'atrophie expérimentale du tube séminifère. (*Thèse. Nancy*).

1899. Bouin (P.). Atrésie des follicules de de Graaf et formation de faux corps jaunes. (*Bibliog. Anat.* F.6).

1903. Bouin (P.). Centrosome et centriole. (*Comptes rendus des séances de la Soc. de Biol.* T. LV).

1898. Bouin (M. et P.). Sur la la présence de formations ergastoplasmiques dans l'oocyte d'Asterina gibbosa (Forb) (*Bibli. anat.* F. 2).

1901. Boveri. Zellen studien. H.4.Ueber die Natur der Centrosomen. (*Jenaische Zeitsch. f. Naturw.* Bd. XXXV).

1880. Brissaud. Études anatomopathologiques sur les effets de la ligature du canal déférent. (*Archives de Physiologie*).

1874. Brünn (von). Ueber eine der interstitiellen Zellenmaassen des Hodens aenliche Substanz in der Milchdrüse und Unterkieferdrüse. (*Göttinger Nachrichten* no 19).

1891. Cornevin. Traité de Zootechnie générale. (*Paris. Baillière*).

1900. Cunéo et Lecène, Note sur les cellules interstitielles dans le testicule ectopique de l'adulte. (*Revue de Chirurgie* T. XXII).

1857. Curling. Traité des maladies du testicule et du cordon (Trad. de Gosselin).

1871. Ebner (von). Untersuchungen über den Bau der Samenkanälchen. (*Untersuchungen Aus dem Institut für Physiol. und Histol. in Graz*. Leipzig H. II).

1898. Félizet et Branca. Histologie du testicule ectopique. (*Journ. de l'Anat. et de la Physiol.* Année XXXIV, nº 5).

1901. Félizet et Branca. Sur les cellules interstitielles du testicule ectopique. (*C. R. de la Soc. de Biol.* T. XLIII.)

1902. Félizet et Branca. Recherches sur le testicule en ectopie (*Jour. de l'Anat. et de la Physiol.* Année XXXVIII, nº 4).

1851. Festal. Sur la castration du Verrat. (Rapport de M. Goubaux) (*Recueil de Médecine Vétérinaire pratique* T .VIII, série 3).

1878. Frey. Grundrüge der Histologie zur Einleitung in das Studium derselben. (*Leipzig*).

1898. Friedmann. Berträge zur Kenntniss der Anatomie und Physiologie der männlichen Geschlechtsorgane. (*Archiv. für mikr. Anat.* Bd. 52).

1901. Ganfini. La structura e lo svilluppo delle cellule interstiziale del testicolo (*Monit. Zool.* Ann. XII.

1899. Garnier. Contribution à l'étude de la structure et du fonctionnement des cellules glandulaires séreuses. (*Thèse Nancy*).

1856. Godard. Recherches sur les monorchides et les cryptorchides chez l'homme. (*Soc. de Biol*).

1857. Godard. Étude sur la monorchidie et la cryptorchidie chez l'homme. (*Soc. de Biol).*

1860. Godard. Recherches tératologiques sur l'appareil séminal de l'homme. (*Soc. de Biol.*).

1895. Hansemann. Ueber die sogenannten Zwichenzellen des Hodens und deren Bedeutung bei pathologischen Veränderungen. (*Archiv. für pathologisch Anatomie*, Bd. 142 p. 538).

1875. Harwey. Ueber die Zwichensubstanz des Hodens. (*Centralblatt für die medicin. Wissenschaften.* nº 30 p. 497).

1866. Henle. Handbuch der systematischen Anatomie des Menschen. Bd. II Eingeweidelehre.(*Braunschweig*, p. 538).

1872. Hofmeister. Untersuchungen über der Zwichensubstanz im Hoden der Säugethiere. (*Sitzungsberichte der Kais. Akad der Wissenchaften math. naturw. Klasse,* Bd. LXX Ab. III p. 77.)

1899. Horday. Cas de cryptorchidie abdominale chez le chien. (*Veterinary Record* 99) (Analysé in Recueil de Médecine vétérinaire T. VII, série B. nº 3 1900).

1879. Jacobson. Zur patologischen Histologie der traumatischen Hodenentzündung. (*Archiv. für pathologische Anatomie* Bd. 75).

1889. Kölliker. Mikroskopische Anatomie der Gewebelehre des Menschen. (*Leipzig* Bd. II H. 2).

1877. Krause. Handbuch der menschlichen Anatomie (*Hannover*).

1871. La Valette Saint-George. Handbuch der Lehre von den Geweben v. Stricker (*Leipzig*).
1897. Lenhossèk. Beiträge zur Kenntniss der Zwischenzellen des Hodens. (*Archiv. für Anat. und Physiol.* Abth. Anat).
1899. Lenhossèk. Ueber die Centralkörper der Zwischenzellen des Hodens. (*Bibliog. Anat.* T. VII 52).
1868. Letzerich. Ueber die Endigungsweise der Nerven im Hoden der Säugethiere und des Menschen. (*Archiv. für pathologische Anatomie*).
1857. Leydig. Lehrbuch der Histologie des Menschen und der Thiere. (*Frankfurt am. M.*).
1901. Limon. Etude histologique et histogénique de la glande interstitielle de l'ovaire. (*Thèse Nancy*).
1896. Lubarsch. Ueber das Vorkommen kristallinischen und kristalloïder Bildungen in den Zellen des menschliden Hodens. (*Archiv. f. pathol. Anat.* Bd. 145.
1880. Malassez et Terrillon. Recherches expérimentales sur l'anatomie pathologique de l'épididymite consécutive à l'inflammation du canal déferent. (*Arch. de Physiologie*).
1898. Mathieu. De la cellule interstitielle du testicule et de ses produits de sécrétion. (Cristalloïdes). (*Thèse Nancy*).
1891. Mauri. Sur la castration des chevaux cryptorchides. (*Revue vétérinaire de Toulouse*).
1873. Messing. Anatomische Untersuchungen über den Testikel der Säugethiere mit besonderer Berücksichtigung des Corpus Highmori. (*Med. inaug. Diss. Dorpat*).
1902. Meves. Ueber die Frage, ob die Centrosomen Boveri's als allgemeine und dauernde Zellorgane aufzufassen sind. (*Verhandl. d. Anat. Gesellsch. Sechzehnt. Vers. Halle*).
1873. Mihalkovics (von). Beiträge zur Anatomie und Histologie des Hodens (*Berichte der math. phys. Classe der Königl. sächs, Gesellsch. der Wissenchaften*).
1880. Nüssbaum. Zur Differenzierung des Geschlechts im Thierreich (von der Bedeutung der Hodenzwischensubstanz p. 85). (*Arch. f. mikr. Anat.* Bd. XVIII).
1896. Plato (J.). Die interstitiellen Zellen des Hodens und ihre physiologische Bedeutung. (*Arch. j. mikr. Anat.* Bd. XLVIII).
1897. Plato (J.). Zur Kenntniss der Anatomie und Physiologie des Geschlechtsorgane. (*Arch. f. mikr. Anat* Bd. L).
1899. Prenant (A.), Sur le Protoplasme supérieur. (*Journ. de l'Anat. et de la Physiol.* V. XXXIV).
1900. Pruneau. Note sur la sécrétion interne du testicule. (*Rec. de méd. véter.* 8e série. T. VII, nº 12).
1899. Regaud (Cl.). Les glandes génitales (in Traité d'Histologie pratique de Renaut, p. 1663). (*Ruef, Paris*).
1901. Regaud (Cl.). Etude sur la structure des tubes séminifères et

sur la spermatogenèse chez les Mammifères. (*Arch. d'Anat. microsc.* T. IV. f. II et III).

1901. Regaud (Cl.). Transformation paraépithéliale des cellules interstitielles dans les testicules d'un chien, probablement à la suite d'une orchite ancienne. (*C. R. Soc. de Biol*).

1901. Regaud (Cl.). Indépendance relative de la fonction sécrétoire et de la fonction spermatogène de l'épithélium séminal. (*C. R. Soc. de Biol.*)

1901. Regaud et Policard. Etude comparative du testicule du Porc normal, impubère et ectopique au point de vue des cellules interstitielles. (*C. R. Soc. de Biol.*)

1896. Reinke. Ueber Kristalloïdbildungen in den interstitiellen Zellen des menschlichen Hodens. (*Archiv. f. mikr. Anat* Bd. XLVII).

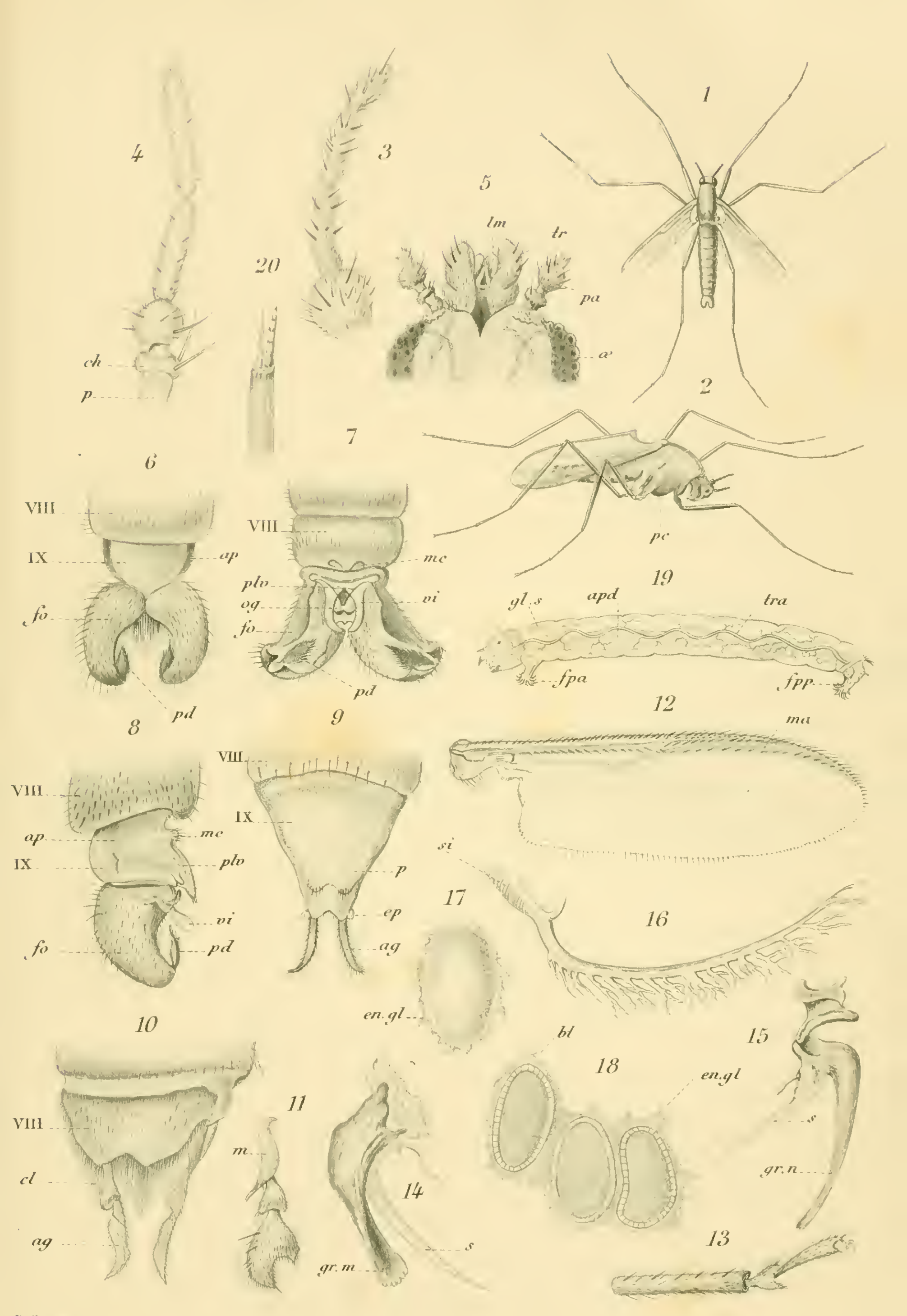
1901. Sanson. Traité de Zootechnie. Tome II. 4e édition. (*Paris*).

1900. Sénat. Contribution à l'étude du tissu conjonctif du testicule. (*Thèse Lyon*).

INDEX ALPHABÉTIQUE DES MATIÈRES

4ᵉ SÉRIE, TOME I.

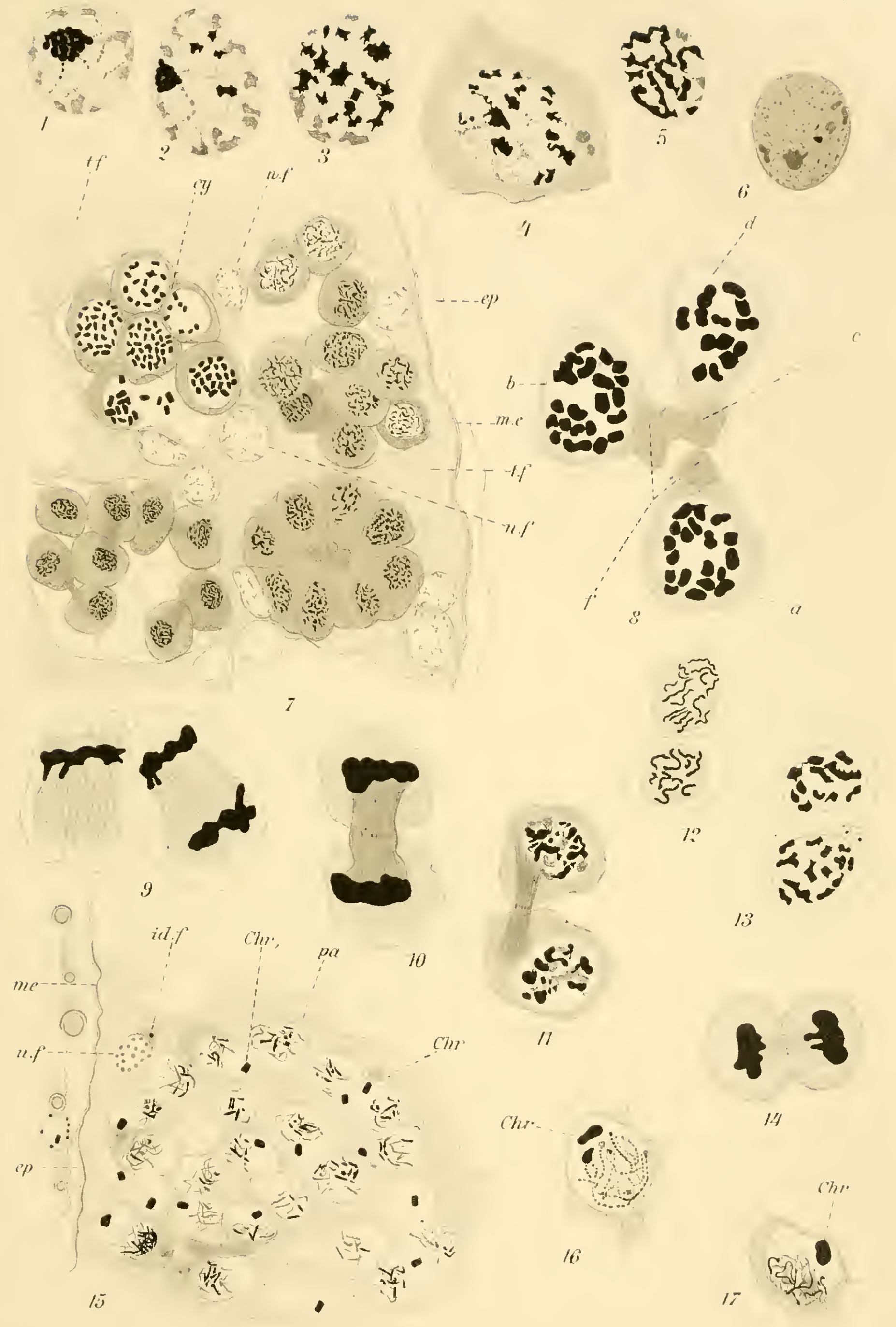
Société Anonyme des Imprimeries Gérardin, Versailles.



R. Chevreł del.   E. Lartaud sc.

SCOPELODROMUS ISEMERINUS

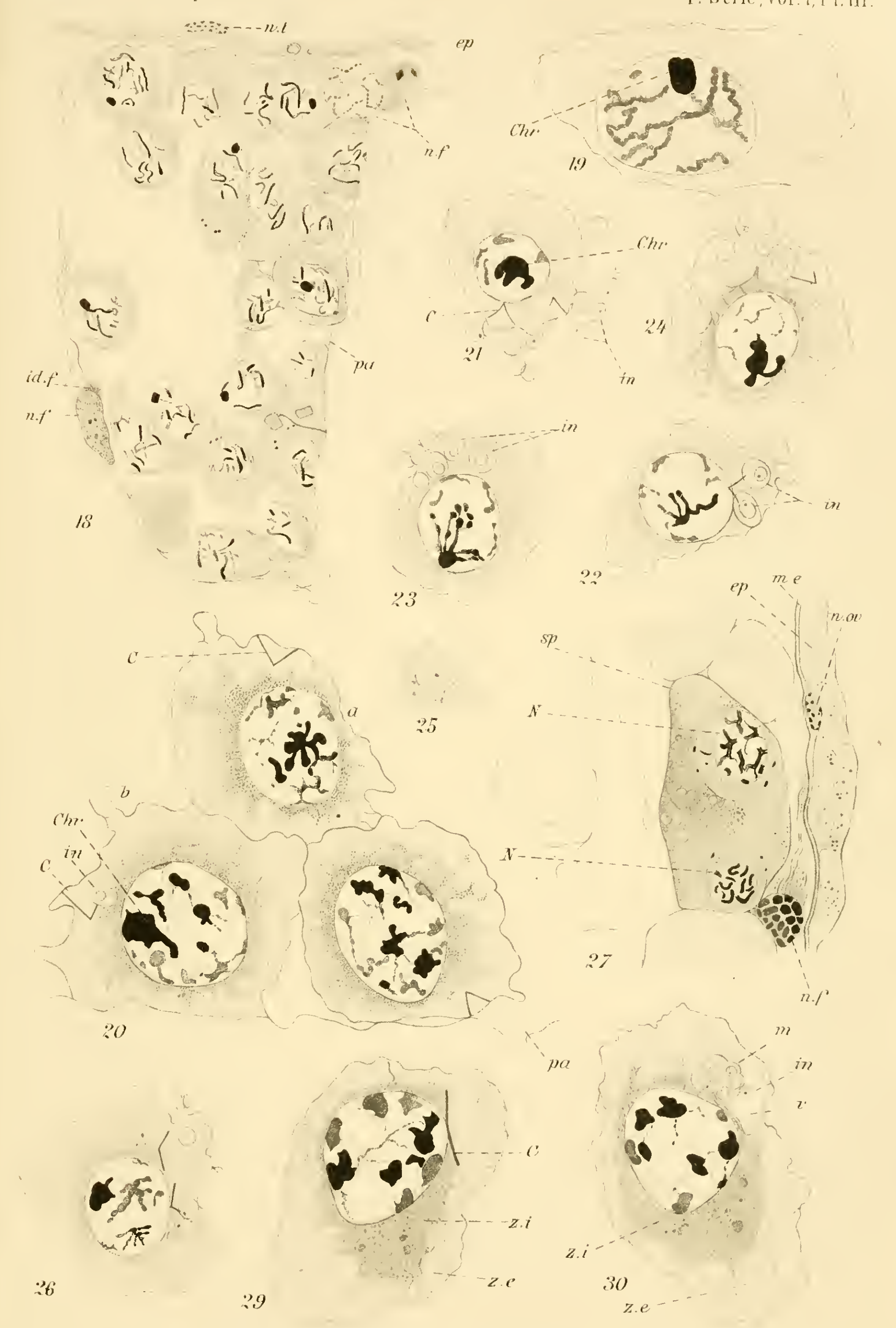
Librairie C. Reinwald



...mo... ad nat. del.

SPERMATOGÉNÈSE chez CYBISTER.

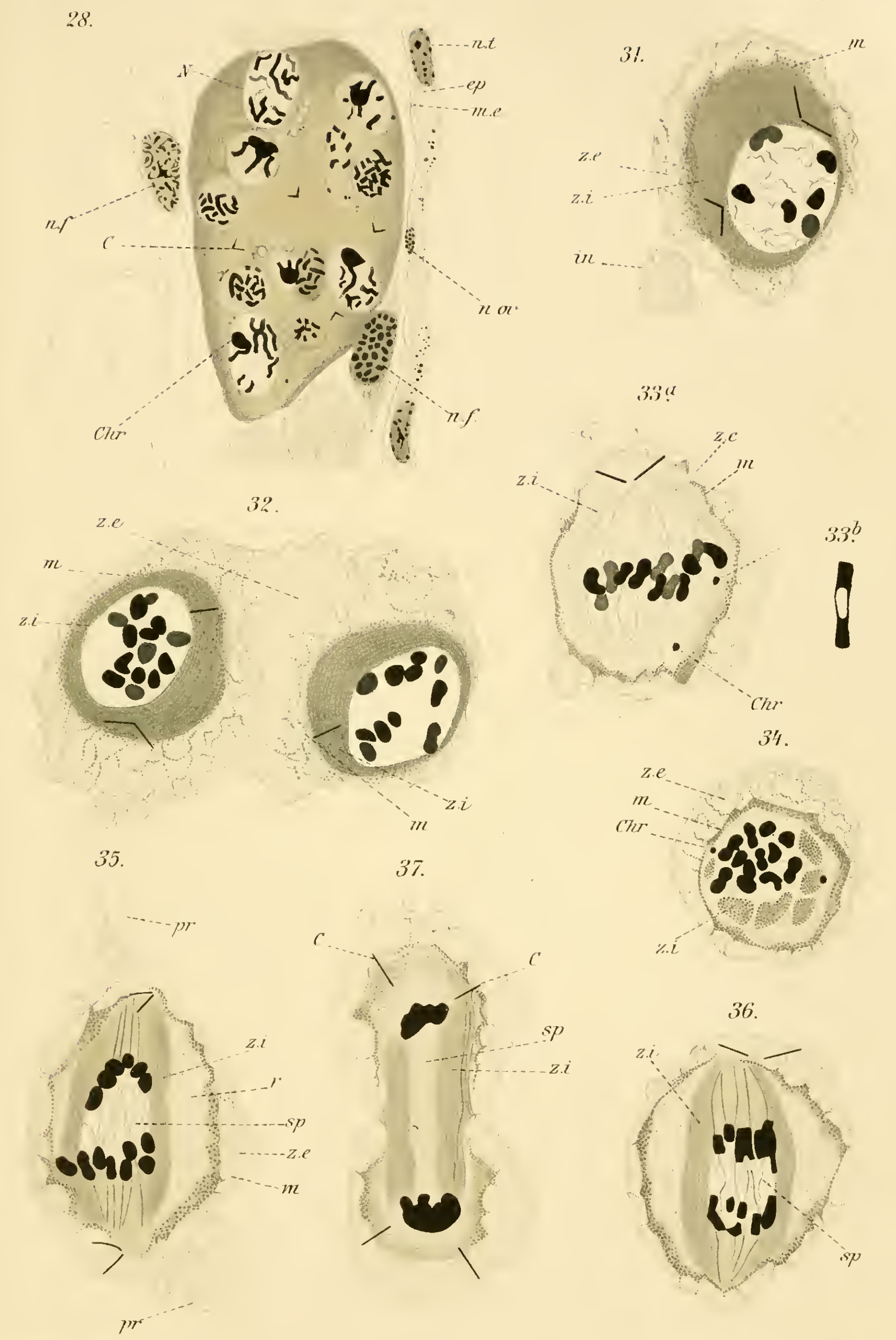
Lith. Anst. v. E. A. Funke, Leipzig.



Voinov ad nat. del.

SPERMATOGÉNÈSE chez CYBISTER.

Lith. Anst. v. E. A. Funke, Leipzig



SPERMATOGÉNÈSE chez CYBISTER

Lith. Anst. v. E. A. Funke, Leipzig



Voinov ad nat. del.

SPERMATOGÉNÈSE chez CYBISTER.

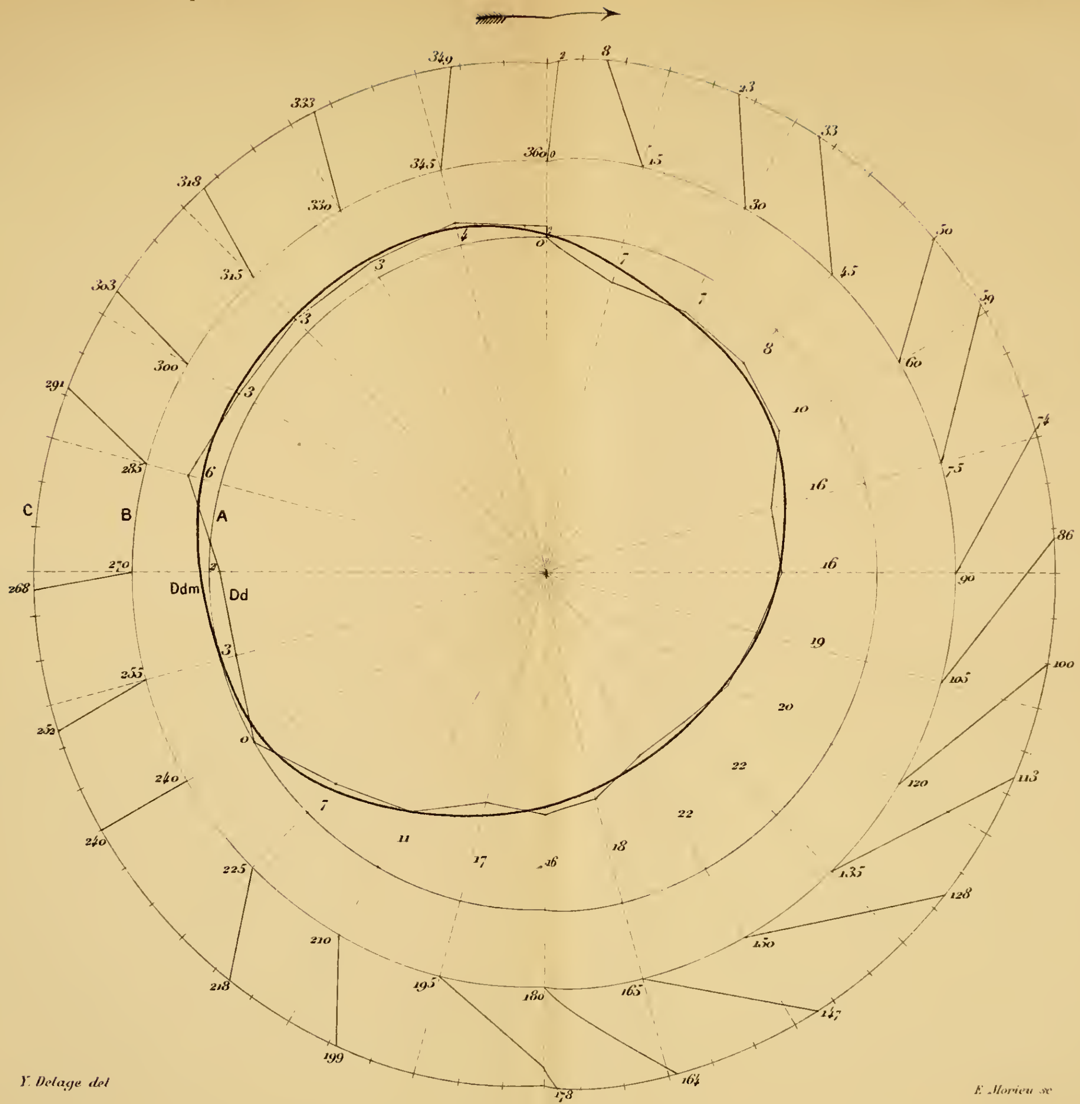
Lith. Anst. v. E. A. Funke Leipzig



Voinov ad nat. del.

SPERMATOGÉNÈSE chez CYBISTER.

Lith. Anst. v. E. A. Funke Leipzig



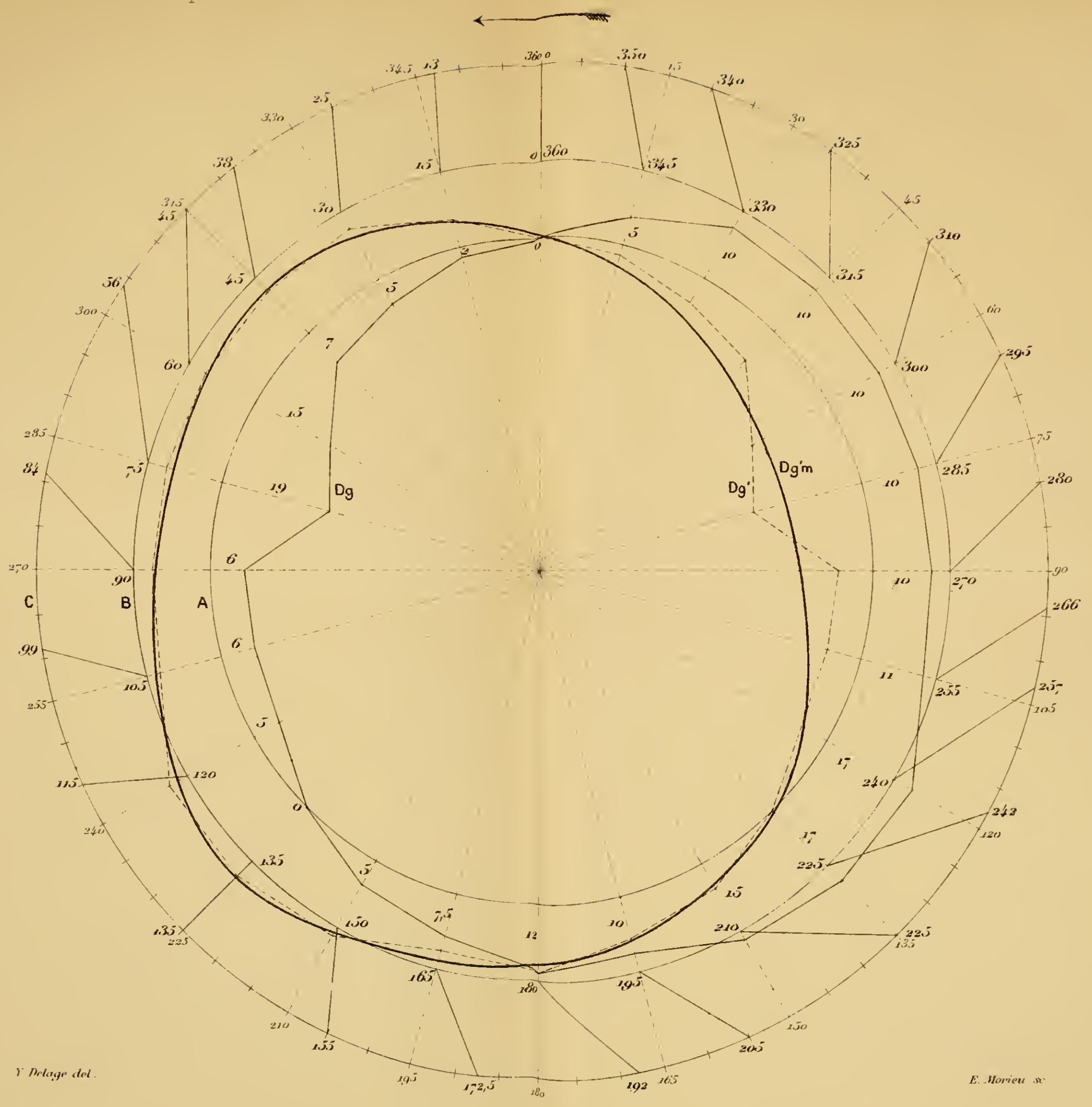
Y. Delage del

E. Morieu sc

TORSIONS DE L'ŒIL DANS LES ROTATIONS DE L'ORBITE

Œil droit _ Rotation à droite.

Librairie C. Reinwald.

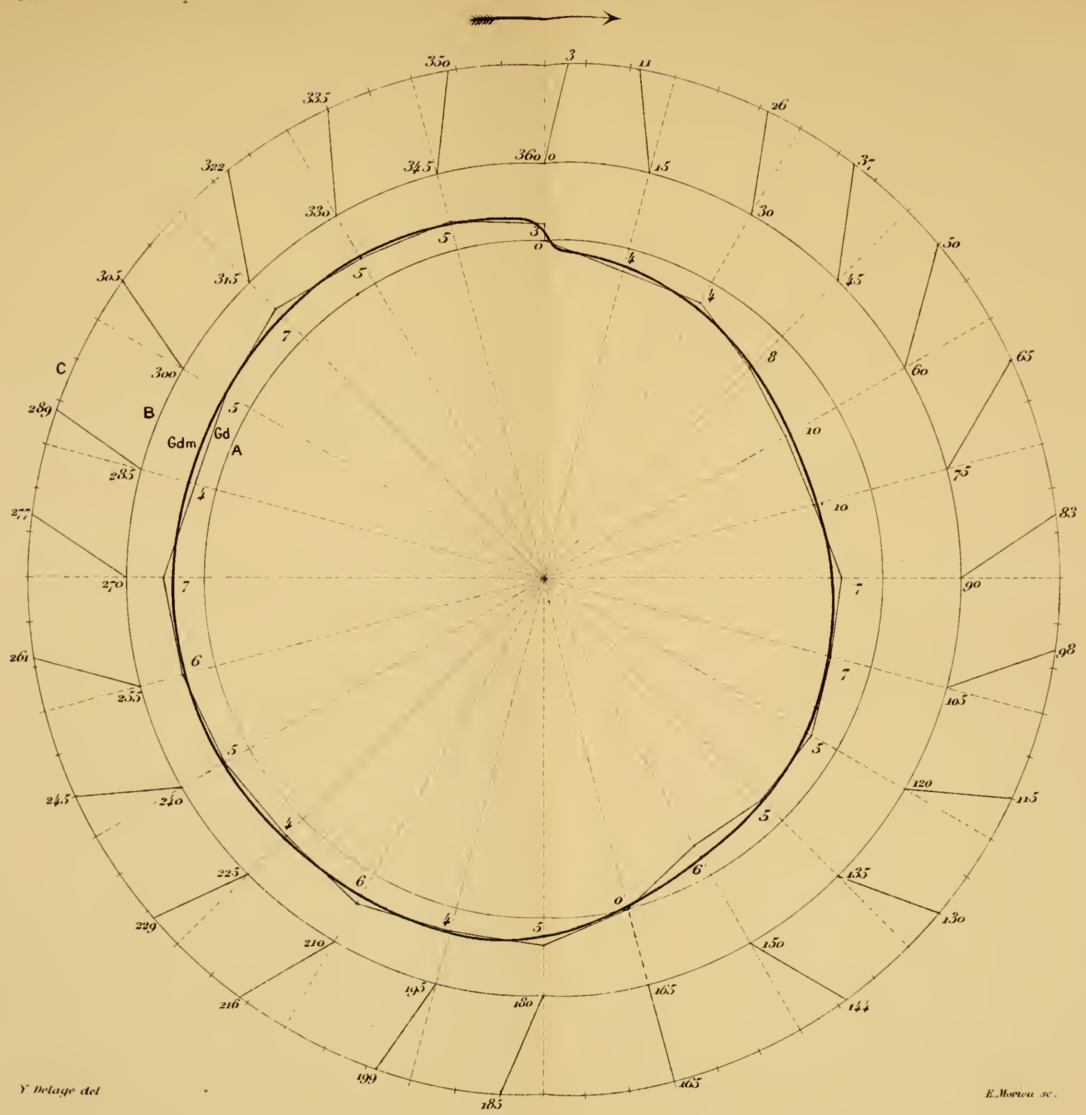


Y. Delage del. E. Morieu sc.

TORSIONS DE L'ŒIL DANS LES ROTATIONS DE L'ORBITE

Œil droit – Rotation à gauche

Librairie C. Reinwald.

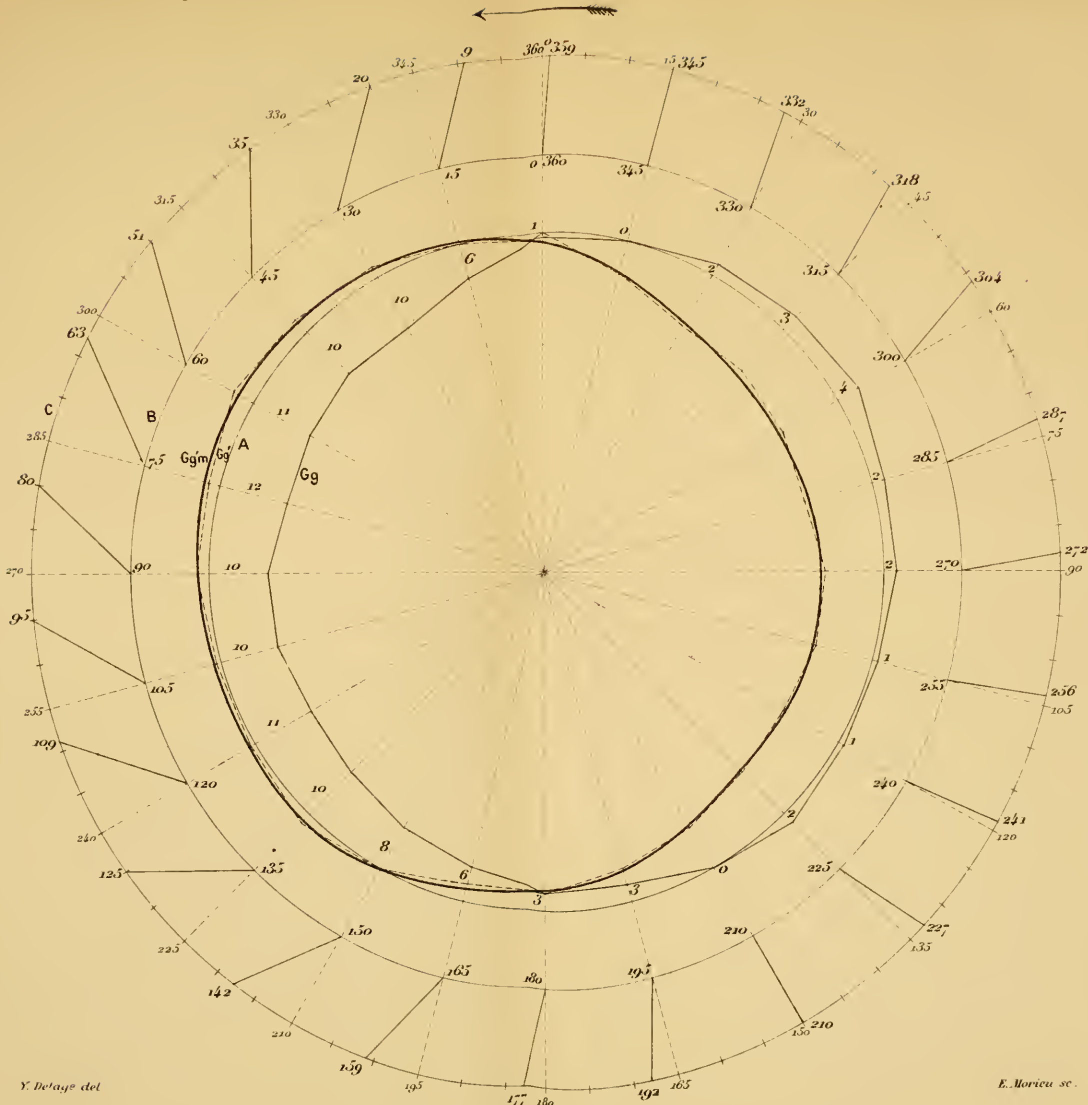


Y. Delage del. E. Morieu sc.

TORSIONS DE L'ŒIL DANS LES ROTATIONS DE L'ORBITE.

Œil gauche _ Rotation à droite.

Librairie C. Reinwald

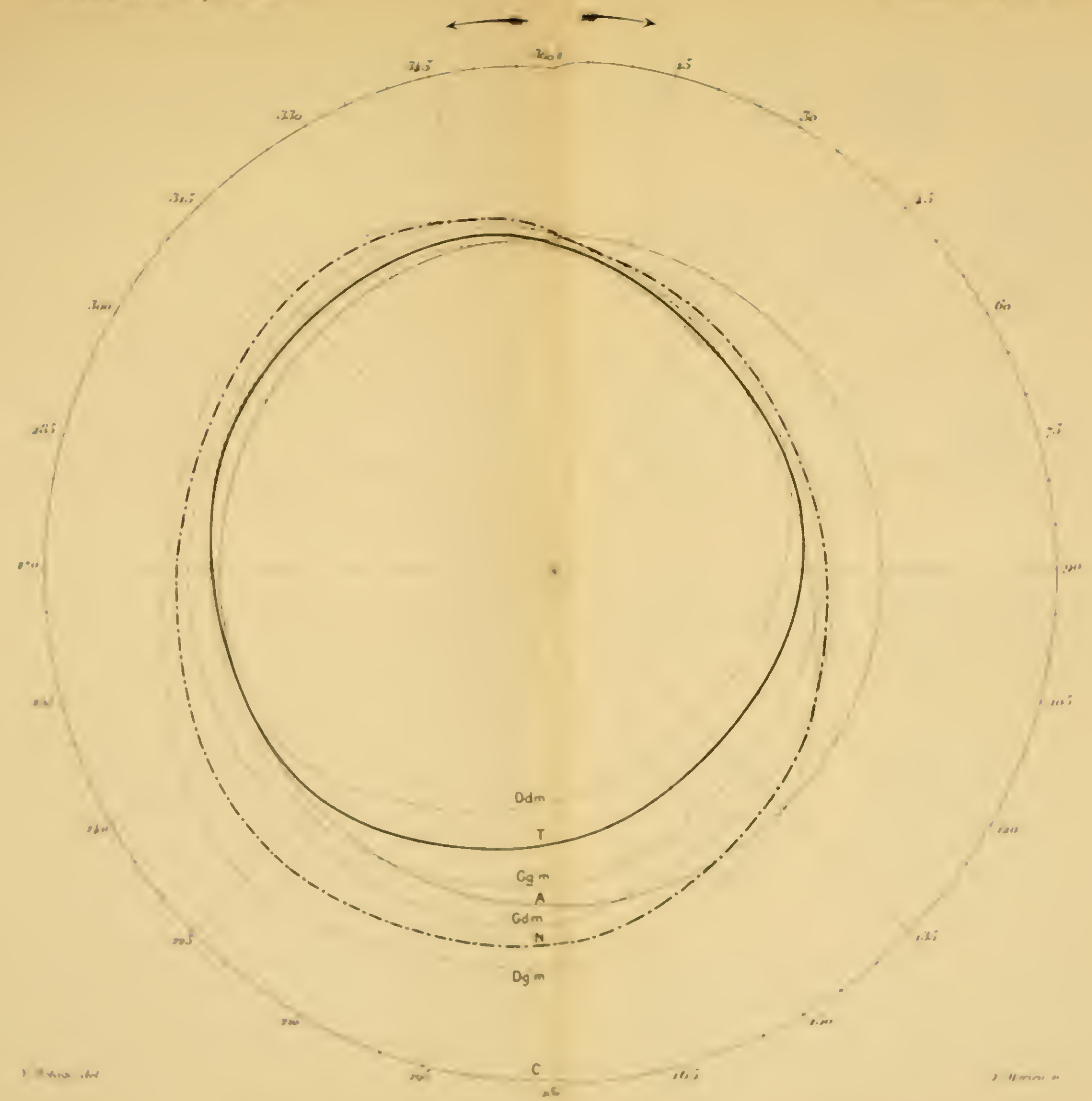


Y. Delage del   E. Morieu sc.

TORSIONS DE L'ŒIL DANS LES ROTATIONS DE L'ORBITE.

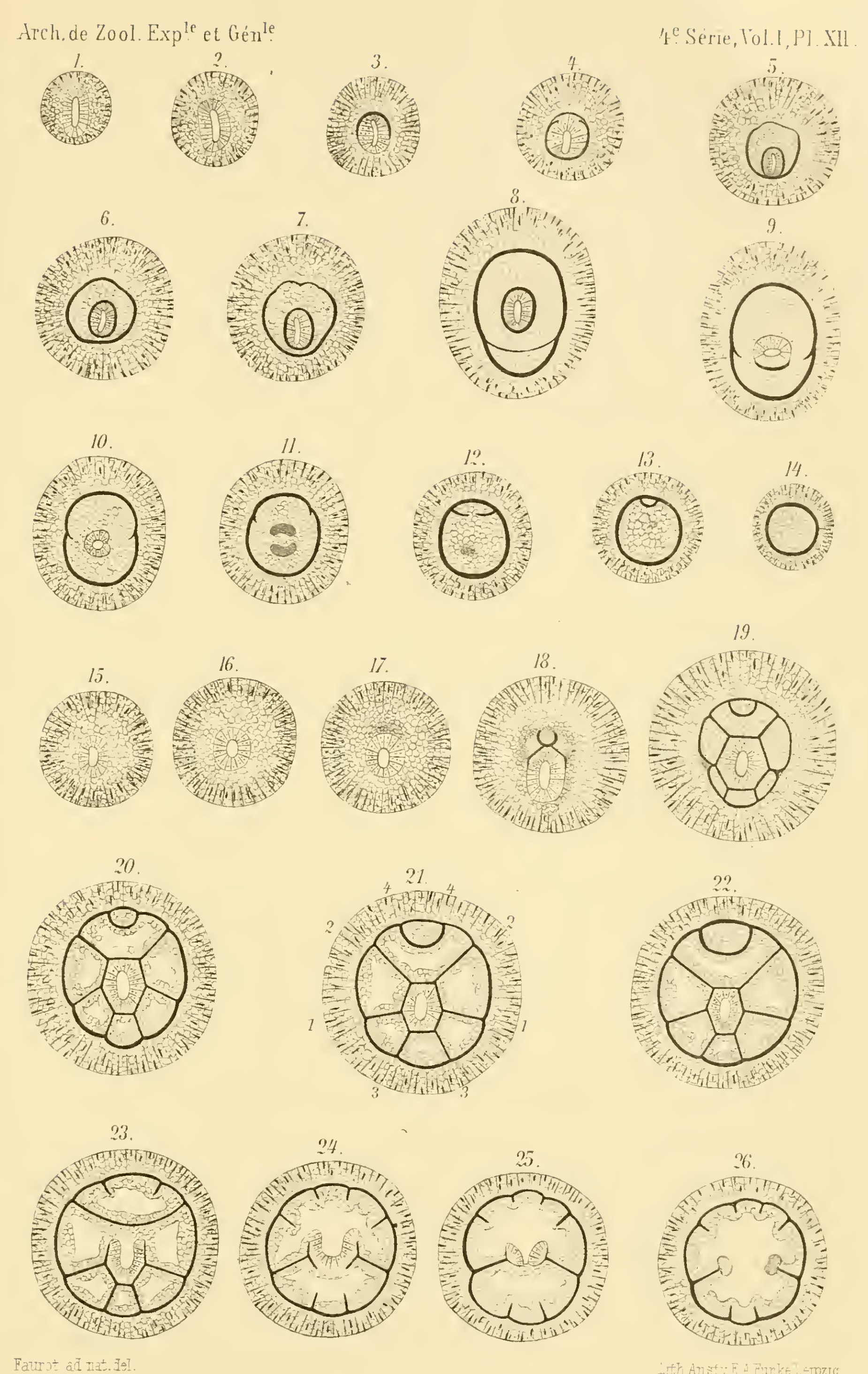
Œil gauche – Rotation à gauche

Librairie C. Reinwald.



TORSIONS DE L'ŒIL DANS LES ROTATIONS DE L'ORBITE

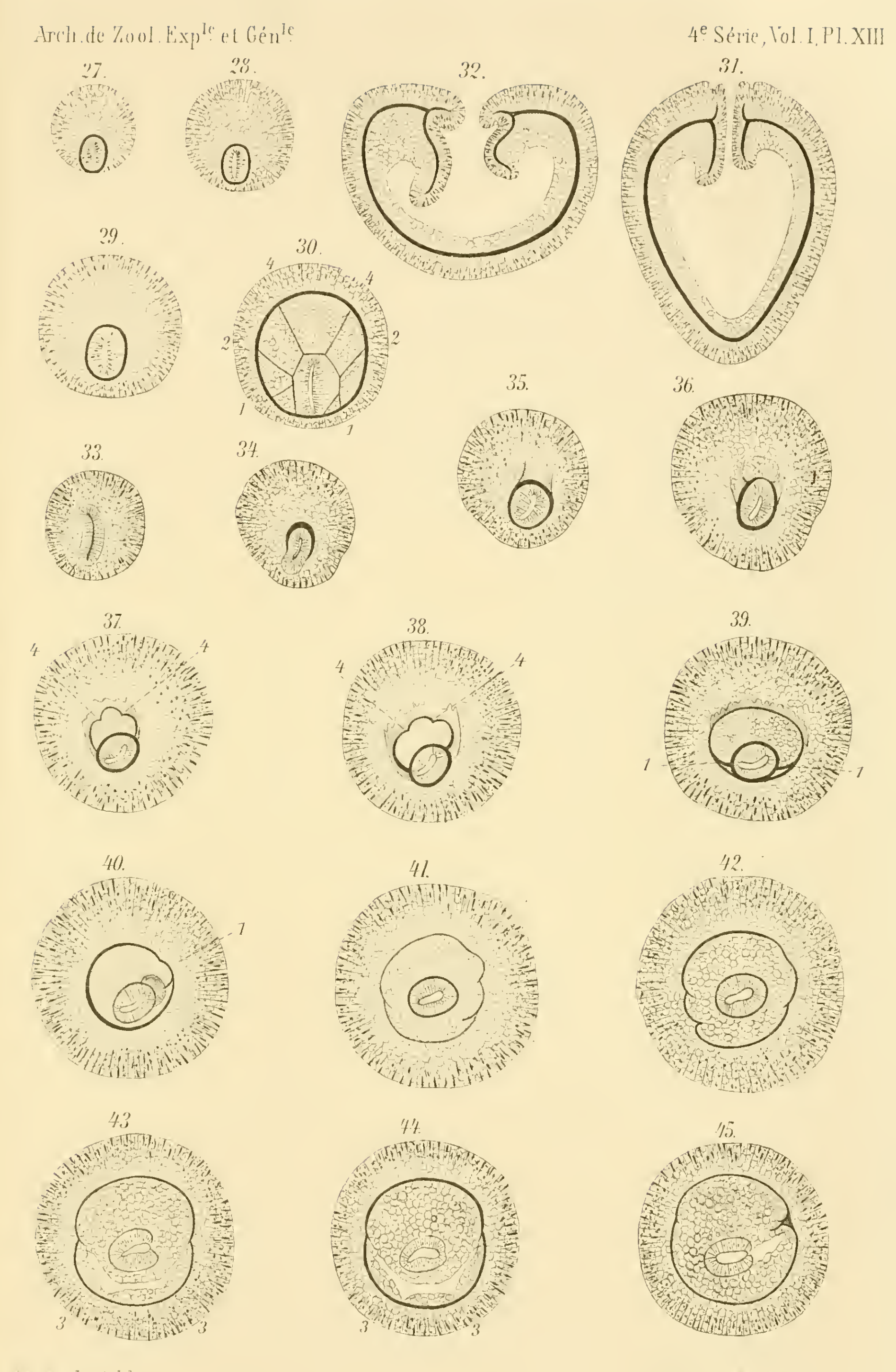
Librairie C. Reinwald



Faurot ad nat. del.

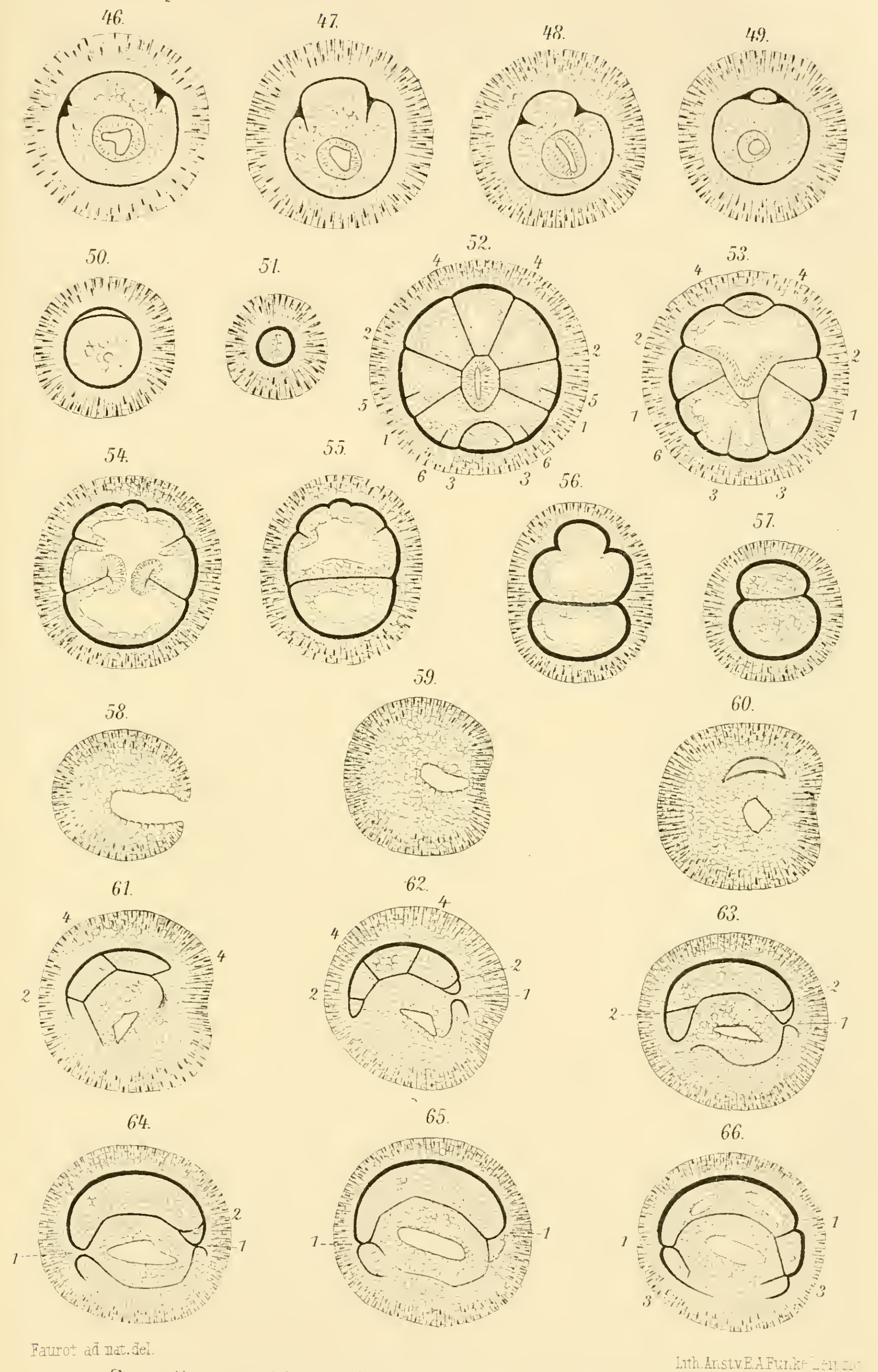
Lith. Anst. v. E. A. Funke, Leipzig

Adamsia palliata. Sagartia parasitica. – Développement des cloisons primitives.



Faurot ad. nat. del. Lith. Anst. v. E. A. Funke Leipzig

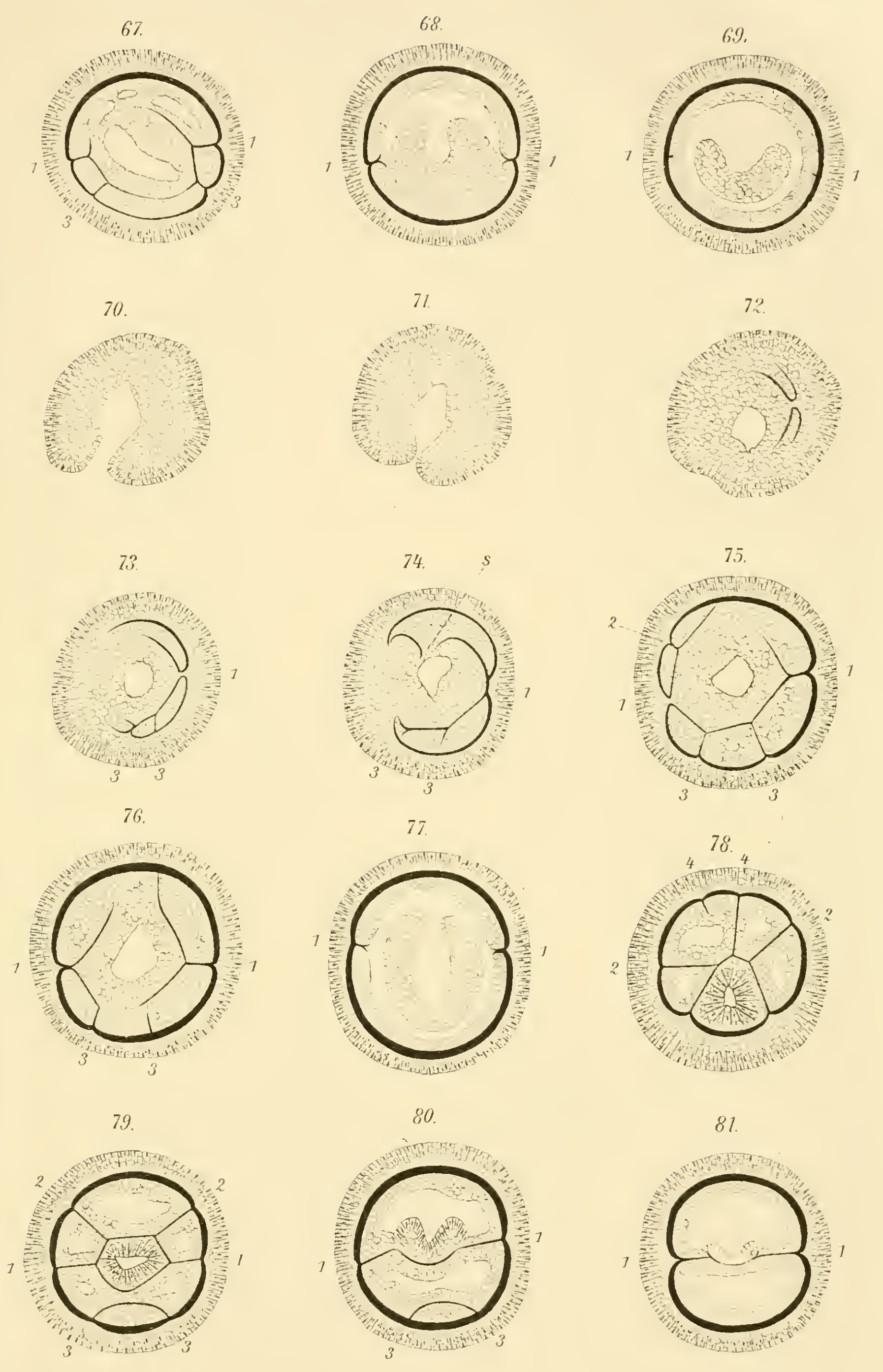
Adamsia palliata. Sagartia parasitica.- Développement des cloisons primitives.



Faurot ad nat. del.

Lith. Anst. v. E. A. Funke Leipzig

Sagartia parasitica. – Développement des cloisons primitives.



Faurot ad nat. del

Lith. Anst. v. E. A. Funke Leipzig

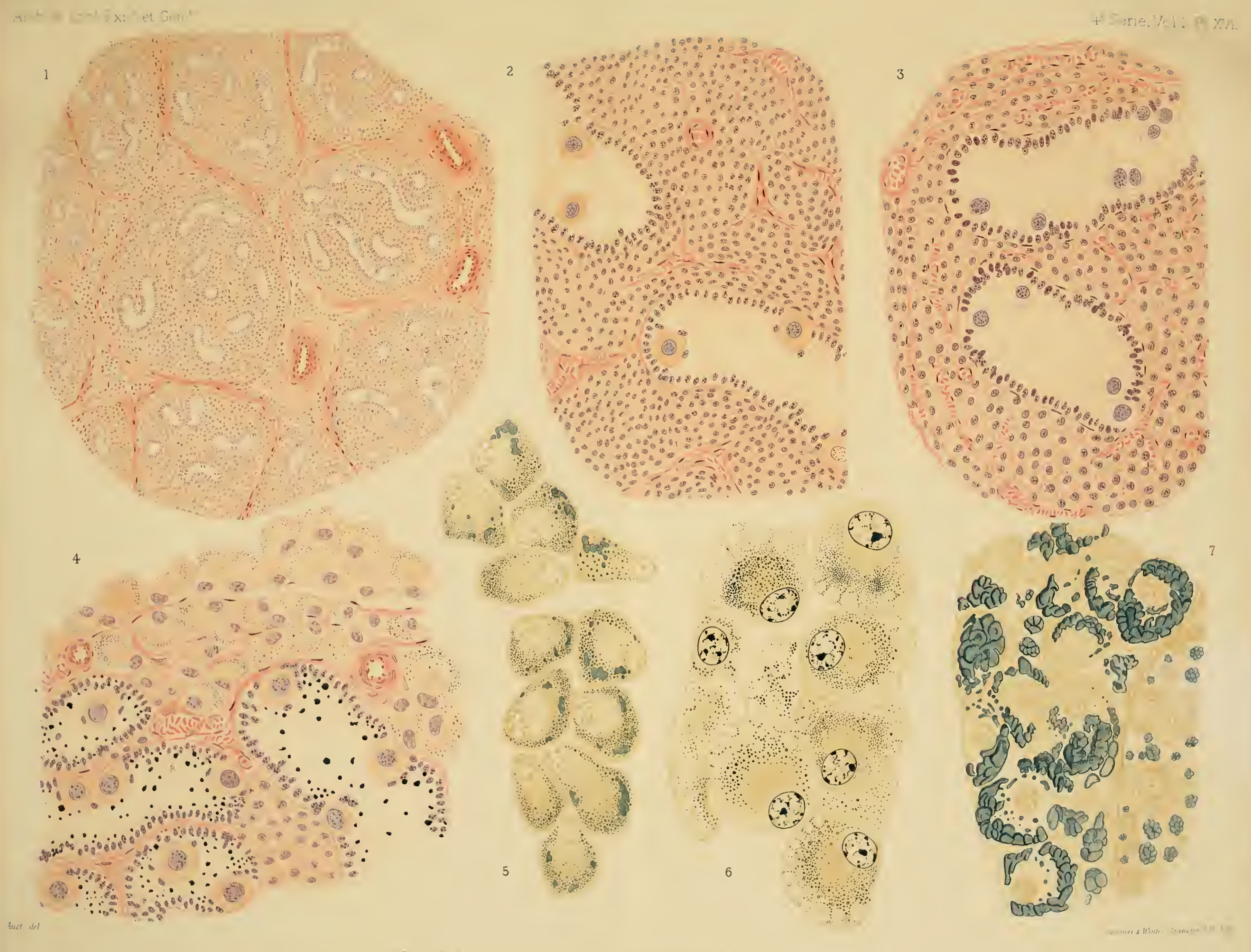
Sagartia parasitica. - Développement des cloisons primitives.

c.d.
c.d
t
1
2
f.c.
p.
c.p.
ph.
r.ph
ov
ov
4
ut
c.ut.
3
c.d
c.d
en.e
or

G. Chichkoff ad. nat. del. E. Lartaud sc.

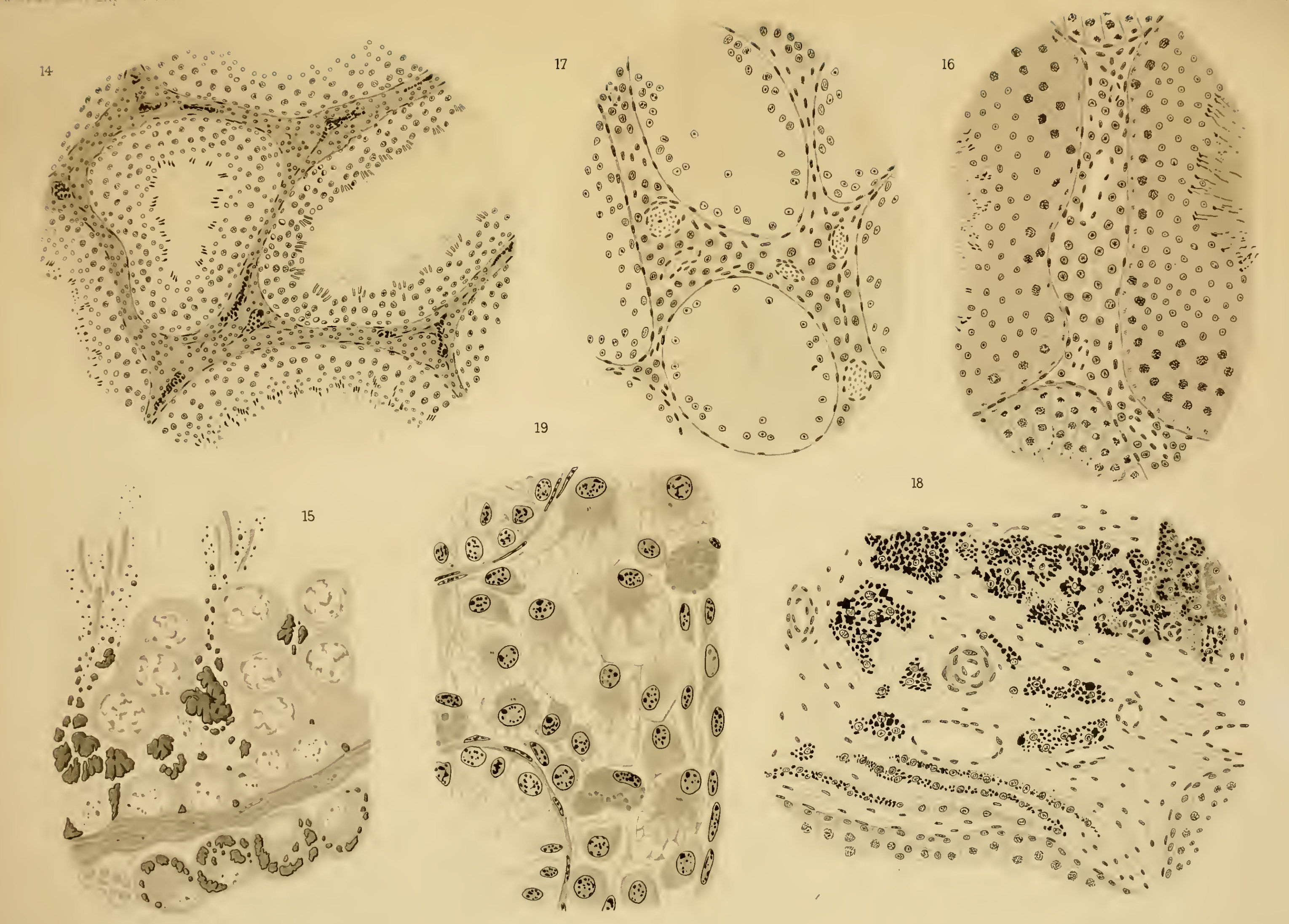
PHAGOCATA CORNUTA n. sp.

Librairie C. Reinwald



Cellules interstitielles du testicule des Mammifères


8
13
10
9
11
12



Cellules interstitielles du testicule des Mammifères



